

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

RELATION ENTRE LA CONFIGURATION DE L'HABITAT  
DANS LA VÉGÉTATION AQUATIQUE SUBMERGÉE ET  
LA DISTRIBUTION DES POISSONS

MÉMOIRE PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA  
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
THEO ALLART

MARS 2020

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier mon directeur et mon codirecteur de maîtrise, Andrea Bertolo et Marco A. Rodríguez pour m'avoir proposé ce projet et donné l'opportunité de travailler avec eux. Je remercie également Sébastien Duchesne et Christine Demers de la Société d'aménagement et de mise en valeur du bassin de la Batiscan pour leur soutien matériel et logistique. Je remercie également Marc Pepino et Mathieu Cusson, membres du comité d'orientation, pour vos suggestions.

Je remercie les membres de mon laboratoire, notamment Arthur de Grandpré, pour son étroite collaboration tout au long de mon projet de maîtrise.

Je remercie spécialement ma famille ainsi que Jany Claude Dicaire pour leur soutien moral et leur encouragement tout au long de mon projet.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier de MITACS, du centre RIVE (programme pour les projets conjoints octroyés à A. Bertolo et M. A. Rodríguez), ainsi que du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (subvention à la découverte octroyée à A. Bertolo).

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été produit dans le cadre du programme de maîtrise en sciences de l'environnement de l'Université du Québec à Trois-Rivières sous la direction d'Andrea Bertolo et la codirection de Marco A. Rodríguez. Le mémoire présente la synthèse de mes résultats de recherche sur la relation entre la configuration de l'habitat dans la végétation aquatique submergée et la distribution des poissons dans un lac peu profond.

Nous visons à savoir quelle est l'influence de la structure des îlots de macrophytes (aire, fragmentation, rapport périmètre/surface, quantité de bordures) sur la distribution des poissons d'un lac peu profond. Bien que conçu au début comme une approche expérimentale par la manipulation de la forme des îlots de macrophytes à l'échelle du lac, des circonstances hors de notre contrôle nous ont forcés à changer de méthode en cours de route. Afin de sauver le projet, nous avons donc dû opter pour une approche observationnelle sur des habitats non manipulés. De plus, le fait d'avoir été obligés de retarder le début du projet a fait sorte de réduire la durée de l'échantillonnage à seulement trois jours. Bien que ces circonstances ont réduit la portée initiale du projet, ce travail ouvre des pistes de recherche intéressantes.

Ce document est composé de trois chapitres. Le premier chapitre est une mise en contexte de mon projet ainsi qu'un résumé substantiel de mes résultats. Le deuxième chapitre présente en détail mes principaux résultats sous forme d'article scientifique. Pour finir, le troisième chapitre présente les principales conclusions et aborde les perspectives de recherche que ce projet ouvre.

## RÉSUMÉ

Bien que la végétation aquatique submergée (VAS) offre un habitat essentiel pour les poissons, nous comprenons encore mal l'effet de sa configuration spatiale (par exemple, la fragmentation du paysage végétal) sur les communautés de poissons. Parmi les principaux facteurs liés à la fragmentation de l'habitat, les effets de bordure devraient avoir de fortes répercussions sur les populations et les communautés animales. Ici, nous testons l'hypothèse selon laquelle les effets de bordure dans les îlots de VAS peuvent affecter la distribution spatiale des espèces de poissons dans les lacs. Afin de quantifier la configuration spatiale (taille et densité de bordure) des zones de VAS dans un lac tempéré peu profond, nous avons utilisé deux méthodes de cartographie complémentaires : l'échosondage et la télédétection aérienne par drone (UAV; ang : *unmanned aerial vehicle*). Le couplage de ces méthodes nous a permis de mesurer à la fois la végétation aquatique complètement submergée et celle formant une canopée atteignant la surface de l'eau. Ces mesures ont été utilisées comme variables explicatives de la distribution des différentes espèces de poissons à différentes échelles spatiales. Les poissons ont été échantillonnés à l'aide de pièges photographiques, une approche non invasive qui permet la collecte simultanée de données sur une large étendue spatiale. Nous nous attendions à ce que les espèces à haute capacité de manœuvre natatoire soient favorisées dans les îlots de VAS à complexité élevée (par exemple, avec un rapport périmètre / superficie élevé). Bien que les résultats soient relativement variables d'une échelle à l'autre, il est possible de dégager certains patrons. Globalement, nos résultats ne supportent pas les prédictions d'un fort effet bordure indépendant de la quantité d'habitat disponible, mais confirment l'importance de cette dernière variable, ainsi que celle de variables liées à l'isolement, dans la détermination de la distribution des poissons dans les lacs peu profonds. Seulement des relations faibles ont pu être observées entre la densité de bordure et l'abondance d'espèces à haute capacité de manœuvre natatoire. Ces résultats, bien que d'une portée relativement modeste, ouvrent néanmoins des pistes de recherche dans le domaine de l'écologie du paysage dans les herbiers aquatiques et dans la gestion des écosystèmes lacustres peu profonds.

**Mots-clés :** communauté de poisson, effet de bordure, fragmentation de l'habitat, lacs peu profonds, pièges-caméra, utilisation de l'habitat, végétation aquatique submergée

## TABLE DES MATIÈRES

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>ii</b>
<b>AVANT-PROPOS .....</b>	<b>iii</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>iv</b>
<b>LISTE DES FIGURES .....</b>	<b>vii</b>
 <b>CHAPITRE I</b>	
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1.1 Mise en contexte .....	1
1.1.1 Fragmentation .....	2
1.1.2 Distinction entre perte d'habitat et fragmentation .....	4
1.1.3 Effet bordure .....	5
1.1.4 Lacs peu profonds et végétation aquatique submergée .....	7
1.2 Objectif général .....	9
1.2.1 Méthodes.....	9
1.3 Principaux résultats.....	12
1.3.1 Échelle du paysage.....	12
1.3.2 Échelle de la station .....	13
 <b>CHAPITRE II</b>	
<b>RELATIONSHIP BETWEEN SUBMERGED VEGETATION HABITAT CONFIGURATION AND FISH ABUNDANCE .....</b>	<b>15</b>
Abstract .....	16
Introduction .....	17
Methods.....	19
Study site .....	19
SAV cartography .....	20
Results .....	24
Landscape metrics .....	24
Fish counts .....	25
Multivariate analyses .....	25
Univariate analyses .....	27

Discussion .....	28
Acknowledgements .....	32
References .....	34
Figure captions .....	46
<b>CHAPITRE III</b>	
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>53</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>55</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Le processus temporel de fragmentation .....	2
1.2 Perte d'habitat résultant en différentes configurations spatiales caractérisées par le nombre d'îlots, la taille moyenne des îlots, l'isolation moyenne des îlots et la densité de bordure nouvellement disponible.....	3
1.3 Schéma séparant le concept de perte d'habitat et de « fragmentation en soi » de l'habitat .....	5
1.4 Modèle prédictif de l'effet de bordure.....	7



# CHAPITRE I

## INTRODUCTION

### 1.1 Mise en contexte

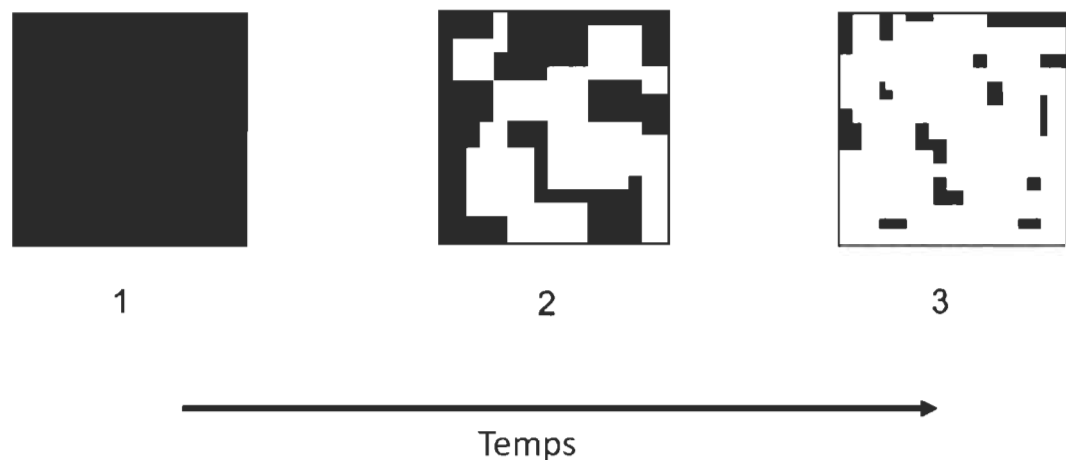
Le thème central de l'écologie du paysage s'articule autour des dynamiques de l'hétérogénéité spatiale des écosystèmes, avec une attention particulière aux effets de la conversion des paysages naturels en paysages anthropisés (Forman, 1995). Lorsqu'un paysage naturel est converti partiellement en paysage anthropisé, la taille ainsi que la géométrie des habitats originels sont modifiées, avec des conséquences potentielles au niveau de leurs caractéristiques biotiques et abiotiques. On peut appeler ce processus, qui conduit en ultime instance à la formation d'îlots discrets d'habitats, la fragmentation de l'habitat (Forman, 1995). Les changements de composition biotique (p. ex., l'abondance de chaque espèce, l'abondance totale de la communauté) et de caractéristiques abiotiques (p. ex., la quantité d'azote) du paysage peuvent être considérés comme des processus écologiques distincts qui peuvent influencer la biodiversité, l'abondance des organismes et les interactions trophiques par différents mécanismes (Fahrig, 1997). Le paysage est donc une portion du territoire définie par une mosaïque d'interactions entre les éléments biotiques et abiotiques qui la composent. L'écologie du paysage étudie les patrons du paysage, les interactions entre les éléments constituant ces mêmes patrons et comment ces interactions changent au cours du temps (Turner *et al.*, 2001).

Bien que la notion de fragmentation soit souvent associée à des effets – le plus souvent négatifs – sur la biodiversité et à une moins bonne condition des populations pour de nombreuses espèces (Foley, 2005), les causes sous-jacentes à ces pertes ne sont pas toujours évidentes. Bien que des mécanismes possibles ont été avancés, il reste encore du travail pour élucider les causes de ce phénomène. Ceci a conduit à un débat dans la littérature concernant l'importance relative de la perte d'habitat par rapport aux

changements de configuration de l'habitat vis-à-vis des changements écologiques associés à la fragmentation de l'habitat (Fahrig, 2013; Martin, 2018). Il est donc important de faire la différence entre la perte d'habitat et la fragmentation de l'habitat.

### 1.1.1 Fragmentation

La fragmentation de l'habitat peut être définie à la fois comme un processus temporel ou en tant que patron de configuration spatial. La fragmentation de l'habitat vue en tant que processus temporel est définie comme la transformation dans le temps d'un habitat donné en des îlots (angl. : *patches*) de plus petite taille et plus isolés les uns des autres par un autre type d'habitat, appelé communément « matrice » dans la littérature, qui diffère de l'habitat originel (Wilcove *et al.*, 1986; Clergeau, 1999) (Figure 1.1).

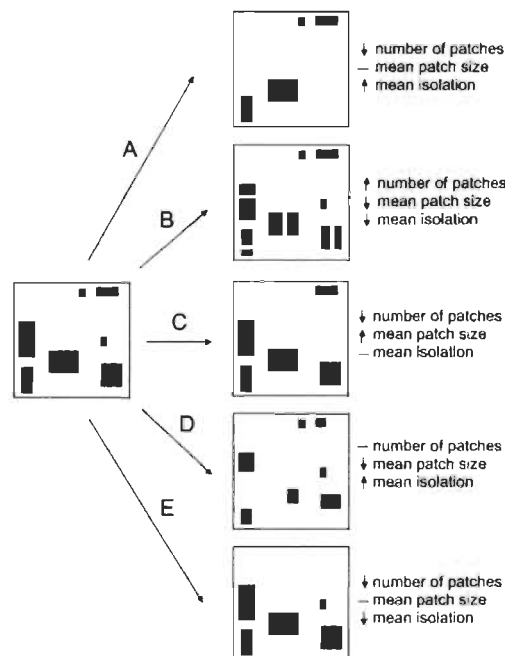


**Figure 1.1 Le processus temporel de fragmentation.**

Noir : habitat originel; blanc : habitat modifié ou matrice. (Tirée de Fahrig 2003.)

La fragmentation de l'habitat vue comme patron spatial nous offre une conceptualisation quantitative de ce phénomène et concerne les conséquences du processus de fragmentation : (1) réduction de la taille de l'habitat originel par rapport à la matrice (2) augmentation du nombre d'îlots d'habitats (3) diminution de la taille des îlots d'habitats et (4) augmentation de l'isolation des îlots d'habitats (Figure 1.2). Ces quatre caractéristiques constituent la base de la plupart des mesures quantitatives de

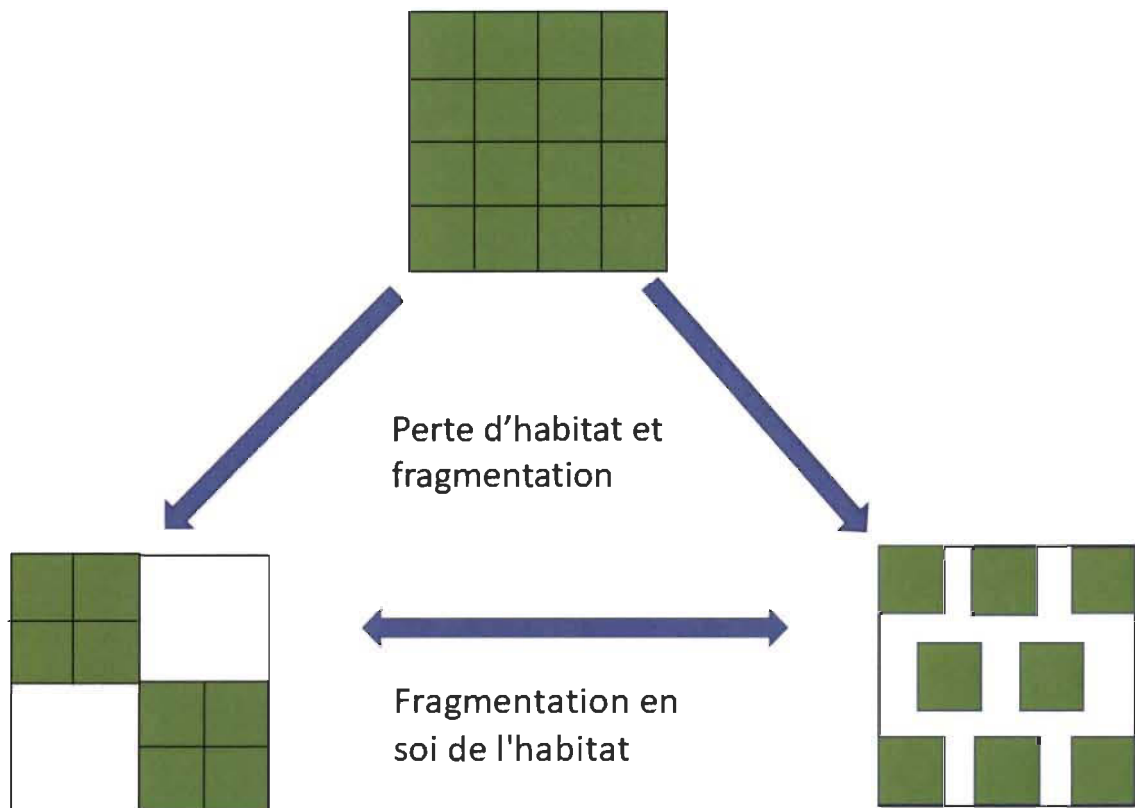
la fragmentation de l'habitat. De ce fait, l'effet le plus évident du processus de fragmentation est son effet sur la composition du paysage (Farhig, 2003), c'est-à-dire la perte de l'habitat d'origine ou d'un habitat donné (par la suite « perte d'habitat »). Dépendamment des modalités de perte d'habitat et des patrons spatiaux qui ont été créés, différents effets sur la configuration du paysage peuvent être observés. Les modifications de la configuration de l'habitat (taille des îlots, connectivité, etc.) ont également de profondes répercussions potentielles sur les écosystèmes (Haddad *et al.*, 2015). Une de ces conséquences vient du fait que l'augmentation de la fragmentation de l'habitat est couplée avec une diminution de la taille des îlots d'habitats et une augmentation des distances inter-îlots au travers de la matrice (Turner *et al.*, 2001). Étant donné la relation positive qu'existe entre la superficie d'un habitat et sa richesse en espèces (Rosenzweig, 1995; Lomolino, 2000), après la fragmentation d'un habitat on devrait observer une perte de biodiversité simplement due au fait des effets de la perte d'habitat (Summerville & Crist, 2001), lorsque la matrice est moins propice que l'habitat originel à fournir des niches écologiques.



**Figure 1.2** Perte d'habitat résultant en différentes configurations spatiales caractérisées par le nombre d'îlots, la taille moyenne des îlots, l'isolation moyenne des îlots et la densité de bordure nouvellement disponible. (Tirée de Fahrig 2003.)

### 1.1.2 Distinction entre perte d'habitat et fragmentation

Dans la littérature, l'utilisation du terme « fragmentation de l'habitat » n'est pas toujours claire, et ce terme est souvent employé pour définir un processus impliquant à la fois la perte d'habitat ainsi que la fragmentation de l'habitat proprement dite (Fahrig, 2017). Or, la fragmentation de l'habitat proprement dite peut mener à une différence de configuration entre les paysages indépendamment de la perte d'habitat (McGarigal & Cushman, 2002). Il devient alors important de différencier la perte d'habitat et la fragmentation de l'habitat. Dans ce contexte, un paysage plus fragmenté aurait, pour une même quantité d'habitats, plus d'îlots d'habitats de petite taille et contient une plus grande longueur totale de bordure d'habitat (Figure 1.3). Afin d'étudier et d'isoler les implications écologiques de la configuration de l'habitat, il est nécessaire de contrôler expérimentalement ou statistiquement la quantité d'habitats présente au sein d'un paysage (Hadley & Bretts, 2016). L'utilisation de mesures de fragmentation indépendantes de la quantité d'habitats présente au sein du paysage est donc un des outils nécessaires à l'analyse des paysages qui, combinée avec des données de biodiversité, permettrait d'observer les impacts des changements de configuration des paysages sur cette dernière. Selon la « *habitat amount hypothesis* » proposée par Fahrig (2013), les effets principaux de la fragmentation seraient dus essentiellement à la perte d'habitat à grande échelle, alors que ceux de la fragmentation en soi seraient restreints ou nuls. Cependant, des articles récents remettent en cause ces résultats et alimentent toujours la controverse autour de cette hypothèse (Fahrig, 2017; Fletcher et al, 2018; Haddad et al, 2017; Martin, 2018). La quantité brute d'habitat serait donc le facteur clé déterminant l'assemblage des communautés. Afin de contrôler pour ce facteur clé au sein des paysages, il est donc préférable d'utiliser des mesures de fragmentation indépendantes de la quantité d'habitats présente au sein du paysage (Wang et col. 2014) et contrôler statistiquement ou expérimentalement pour l'effet de la quantité d'habitats disponible.



**Figure 1.3** Schéma séparant le concept de perte d'habitat et de « fragmentation en soi » de l'habitat.

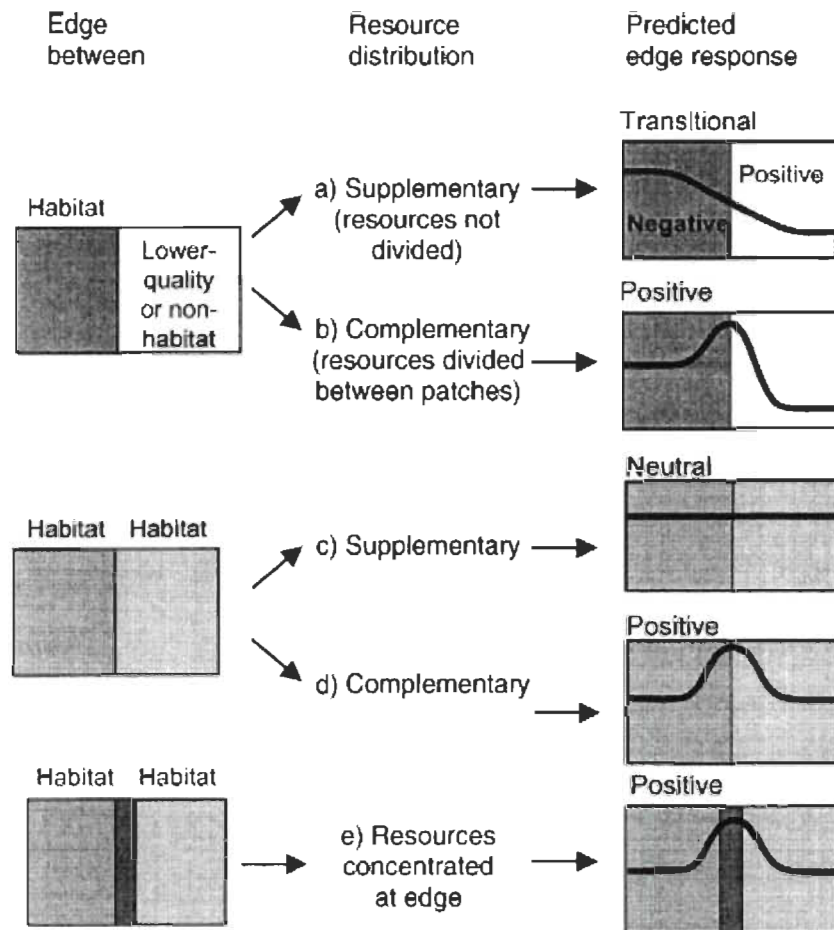
### 1.1.3 Effet bordure

Une façon de mesurer indirectement la fragmentation de l'habitat est par l'estimation de l'importance relative des bordures entre habitats (écotones) par rapport à la taille des îlots de chaque habitat. On peut définir une bordure comme étant une zone située à l'interface entre deux habitats ayant des caractéristiques biotiques (p. ex., exposition aux prédateurs) et abiotiques (p. ex., gradients de ressources ou de température) propres. L'effet des changements des conditions biotiques et abiotiques en bordure d'habitat, ou « effet de bordure » est donc un élément clé pour comprendre l'influence de la structure d'un paysage sur la qualité d'un habitat. Les espèces répondent de différentes façons à l'effet de bordure, montrant des augmentations ou bien des diminutions d'abondance en fonction du type spécifique de bordure rencontrée, avec des conséquences

potentielles pour la force des interactions trophiques (Ries *et al.*, 2004). L'abondance des chouettes (*Strix occidentalis*), par exemple, augmente en bordure d'habitat lorsque l'abondance de sa proie, le rat des bois (*Neotoma* spp.), augmente dans cet écotone, car cette dernière est une espèce qui voit son abondance augmenter dans les zones de bordure (Zabel *et al.*, 1995). Le phénomène inverse peut également se produire, comme chez la paruline couronnée (*Seiurus aurocapillus*) qui voit son abondance diminuée dans les bordures, où les conditions abiotiques diffèrent de celles à l'intérieur de la forêt (Burke *et al.*, 1998). Ces changements d'abondance peuvent donc être la conséquence d'une modification des conditions biotiques ou abiotiques dans l'environnement (Murcia, 1998). En résumé, on peut dire que les bordures sont affectées par quatre mécanismes principaux : les flux écologiques, l'accès aux ressources spatialement isolées, la distribution des ressources et les interactions entre espèces (Ries *et al.*, 2004).

Prenons l'exemple de l'abondance d'une espèce qui se trouve dans un habitat de bonne qualité adjacente à un habitat de mauvaise qualité. Lorsque les ressources dans l'habitat de mauvaise qualité sont considérées comme supplémentaires (définies comme des ressources qui n'offrent aucune valeur nutritionnelle différente des ressources présentes dans un habitat adjacent; *sensu* Ries *et al.*, 2004) on observera une diminution progressive de l'abondance des individus de cette espèce au sein de la bordure des deux habitats (Figure 1.4a). Cependant, lorsque les deux habitats sont considérés de bonne qualité et que les ressources dans le deuxième habitat sont complémentaires au premier (deux ressources sont définies comme complémentaires lorsque peuvent conduire à un taux de croissance plus élevé lorsqu'elles sont consommées ensemble, car chacune contient une proportion différente de deux éléments nutritionnellement essentiels; *sensu* Ries *et al.*, 2004) on observera une augmentation de l'abondance des individus en proximité de la bordure entre ces deux habitats (Tilman, 1982; Ries *et al.*, 2004) (Figure 1.4d). D'autres cas sont possibles, dépendamment de comment sont distribuées les ressources au niveau de la bordure. En utilisant les métriques recommandées par Wang *et al.* (2014), nous pouvons sélectionner les meilleurs paramètres permettant d'estimer l'importance relative des bordures entre habitats (écotones) par rapport à la taille de l'îlot

d'habitat. L'utilisation de la densité de bordure (ED; angl. « edge density ») semble être le meilleur indicateur pour nos objectifs. L'indice ED (exprimé en mètres de bordure par hectare;  $m\ ha^{-1}$ ) est calculé en mesurant le périmètre d'un îlot de végétation (m) puis en le divisant par la superficie totale ( $m^2$ ), multiplié par 10 000 (dans le but de convertir en hectare).



**Figure 1.4** Modèle prédictif de l'effet de bordure.

Ces cinq modèles (a-e) prévoient des changements d'abondance dans les populations proches des bordures de l'habitat en fonction de la répartition des ressources. (Tirée de Ries *et al.*, 2004.)

#### 1.1.4 Lacs peu profonds et végétation aquatique submergée

Comparativement aux milieux terrestres, où la fragmentation de l'habitat et l'effet bordure ont été largement étudiés, peu d'études se sont intéressées aux paysages

aquatiques dans ce contexte. Il existe quelques exemples en milieu marin d'approches comparatives qui ont analysé explicitement la relation entre fragmentations des paysages submergés d'herbiers de zostères (*Zostera marina*; Angiospermes) et la diversité ou l'abondance des poissons et des invertébrés dans les habitats côtiers (Irlandi et al, 1999; Frederiksen, 2004; Jelbart, 2006). Cependant, à ma connaissance aucune étude n'a analysé explicitement les effets de la fragmentation des tapis de végétation aquatique submergée (VAS) sur les communautés dulçaquicoles. Il existe des indications indirectes de l'importance des bordures pour les populations et les communautés ichthyennes dans les lacs peu profonds, tel l'effet positif des coupes en dent de scie dans les tapis denses de VAS sur la croissance des poissons, ce qui suggérerait un effet de bordure lié à l'accès aux ressources benthiques (Olson *et al.*, 2004). Les lacs tempérés peu profonds se caractérisent non seulement par l'absence de stratification durant l'été, mais aussi par la grande disponibilité potentielle d'habitats propices à la colonisation de la VAS, étant donné la grande portion du volume de la colonne d'eau représentée par la zone photique (Scheffer, 2004). Les lacs peu profonds sont donc des systèmes modèles très intéressants pour étudier les effets de bordure dans les tapis de végétation.

La VAS est une composante clé des écosystèmes aquatiques, car elle sert entre autres de refuge à la prédation en réduisant la mortalité du zooplancton (Scheffer, 2004) et elle améliore le recrutement chez certaines espèces de poissons (Krauss & Jones, 2012). La VAS est en fait typiquement associée à de fortes densités d'invertébrés, qui servent de ressource alimentaire pour certains poissons. Cependant, toutes les espèces de poissons ne peuvent exploiter de manière égale ces ressources (Scheffer, 2004). Les effets de la végétation sur la prédation et la disponibilité de la nourriture sont donc parmi les principales causes des différences de communautés de poissons dans les lacs peu profonds. De ce fait, la perte de ces habitats peut modifier fortement la composition des communautés de poissons (Scheffer, 2004). Cependant, rien n'est connu quant aux effets des modifications de configuration du paysage de ces habitats sur les communautés fauniques.



## 1.2 Objectif général

L'objectif principal de cette étude est de déterminer les impacts de la configuration des habitats de végétation aquatique submergée sur les communautés ichthyennes d'un lac peu profond. Nous visons à savoir quelle est l'influence de la structure des îlots de macrophytes (aire, densité de bordure, distance à un autre îlot de végétation, densité de la VAS) sur l'abondance des poissons d'un lac peu profond. Plus spécifiquement, nous faisons l'hypothèse que des habitats ayant une densité de bordure plus élevée devraient favoriser les espèces de poissons mieux adaptées à utiliser les habitats structurellement complexes (p.ex. les percidés) par rapport aux espèces mieux adaptées à utiliser la zone ouverte (p.ex. les cyprins), et ceci indépendamment de la quantité d'habitat disponible (c-à-d de la taille de l'îlot de VAS).

### 1.2.1 Méthodes

#### 1.2.1.1 Pièges photographiques

Dans le but d'obtenir des données des présences et abondances des espèces de poisson au sein du système à l'étude, nous avons utilisé des pièges photographiques, qui sont de plus en plus utilisés pour observer et suivre la faune (O'Connell *et al.*, 1999; Burton *et al.*, 2015). L'avantage d'utiliser cette méthode est qu'elle est non invasive et permet une collection simultanée de données d'abondance sur une large étendue spatiale. Malgré certaines limites liées à la visibilité sous-marine (turbidité et variations journalières dans les niveaux de lumière), cette approche peut fournir des estimations quantitatives des espèces de poissons présentes dans le lac (Wearn & Glover-Kapfer, 2019).

#### 1.2.1.2 Cartographie de la VAS

La VAS du lac a été cartographiée en utilisant l'échosondage et la télédétection aérienne par drone (UAV; ang: *unmanned aerial vehicle*), deux méthodes

complémentaires pour mesurer respectivement la partie immergée de la VAS et sa canopée (c.-à-d. sa portion atteignant la surface). L'utilisation de la méthode hydroacoustique (echosondage) nous permet d'obtenir une quantification de la VAS qui, couplée aux photographies aériennes, nous permet d'effectuer une analyse par image basée sur l'objet de la VAS identifiant alors sur une carte les emplacements des îlots de VAS (voir chapitre 2 pour plus de détails). En milieu terrestre, il a été démontré que l'utilisation de photo aérienne prise par drone permettait d'effectuer un suivi haute résolution des couverts végétaux (Laliberte *et al.*, 2009). De plus, des travaux ont montré que certains indices de végétation à partir d'images satellitaires sont efficaces pour la détection de plantes aquatiques émergentes, voir même submergées (Massicotte et col., 2015). Afin d'analyser ces données et en tirer des mesures de la configuration des habitats, l'utilisation de méthodes de classification supervisées, telle l'analyse d'image par objet (OBIA; *object based image analysis*; Blaschke *et al.*, 2014) et permettent désormais de mesurer le couvert des différentes espèces végétales d'un milieu à partir d'images aériennes. Dans le contexte du présent projet, la classification OBIA a été utilisée afin de définir des îlots de végétation discrets sur lesquels par la suite nous avons effectué des mesures de configuration de l'habitat.

### ***1.2.1.3 Quantification de la configuration de l'habitat***

Les caractéristiques métriques de chaque îlot de VAS ont été calculées à partir d'une image matricielle (angl : *raster*; une matrice de pixels organisée en lignes et en colonnes dans laquelle chaque cellule contient une valeur représentant des informations telle la quantité de végétation, par exemple) obtenue à la suite de la cartographie par drone en utilisant le logiciel *Fragstat* (McGarigal *et al.*, 2012). Les métriques suivantes ont été calculées pour chaque îlot : CA : superficie totale (ha); P : périmètre (m); ED : densité de bordure (m/ha); D-patch : distance de l'îlot la plus proche de *M. spicatum* (m); D-bras : distance de l'îlot la plus proche de *B. schreberi* flottant (m). La métrique ED a été sélectionnée comme mesure de fragmentation de l'habitat, car on a démontré qu'elle est indépendante de la quantité d'habitats par construction (Wang *et al.*, 2014).

#### 1.2.1.4 Analyses statistiques

Des analyses de redondance (RDA) ont été utilisées pour explorer la relation entre les caractéristiques des îlots de VAS et l'abondance spécifique des poissons. Les noms et définitions des variables indépendantes sélectionnées étaient : ED; CA; PVI; D-patch; D-bras (Table 1 – Chapitre II).

Un modèle linéaire généralisé avec une distribution binomiale négative a été utilisé pour construire des modèles de régression pour l'abondance de différents taxons de poissons. Nous avons examiné quatre modèles différents pour chaque taxon, comprenant comme variables indépendantes, respectivement : (1) la densité de bordure; (2) la superficie totale; (3) la densité des bordures et la superficie totale; (4) la densité des bordures, la superficie totale ainsi que leur interaction. Notre hypothèse de travail étant que si l'effet bordure agit indépendamment de la quantité totale d'habitats, les modèles 3 et 4 (c.-à-d. ceux qui prennent en compte l'effet bordure pondéré pour la quantité d'habitats) devraient avoir un ajustement (angl : *fit*) meilleur que le modèle 1. Nous nous concentrons ici sur seulement deux variables explicatives afin de construire des modèles avec un nombre raisonnable de prédictors. Le critère d'information Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc) a été utilisé pour comparer et classer les modèles. Selon cette approche, le modèle ayant la plus petite valeur d'AICc est considéré comme étant le meilleur modèle. La valeur du  $\Delta AICc$  a été par la suite calculée pour chaque modèle comme la différence entre la valeur d'AICc pour un modèle donné et la valeur d'AICc du meilleur modèle. Les modèles ayant un  $\Delta AICc < 10$  sont considérés comme étant plausibles et ceux ayant une valeur  $< 4$  considérés comme étant fortement supportés. Les modèles ayant un  $\Delta AICc < 2$  sont considérés équivalents et, par le principe de parcimonie, le modèle le plus simple parmi ceux-ci sera considéré comme le meilleur (Burnham and Anderson 2002).

Afin d'explorer la possibilité que les relations entre les abondances de chaque taxon de poissons et descripteurs du paysage varient en fonction de l'échelle spatiale, toutes les analyses ont été conduites à trois échelles arbitraires différentes; à l'échelle du paysage

(en mesurant les caractéristiques des îlots de VAS dans leur ensemble), et à l'échelle de la station autour des caméras-pièges (en prenant en considération deux zones tampons de 10m et 80 m de diamètre). Étant donné que seulement les variables indépendantes ont été recalculées pour chaque échelle et non les variables dépendantes (abondance des poissons), il devient donc possible de comparer directement les modèles en termes d'AICc.

### **1.3 Principaux résultats**

#### **1.3.1 Échelle du paysage**

Bien que les relations obtenues soient relativement faibles, les résultats de la RDA suggèrent qu'à l'échelle du paysage la perchaude était associée à des îlots de VAS de taille relativement grande et à une densité de bordure élevée ainsi qu'une VAS moins dense, tandis que les cyprinidés étaient plutôt associés à des habitats avec végétation plus dense (PVI) et plus éloignés des îlots de végétation flottante (D-bras). La RDA suggère aussi que les deux taxons étaient également clairement liés aux variables d'isolement dans la RDA, la perchaude étant trouvée plus fréquemment sur les sites proches d'autres îlots végétalisés (myriophylle et végétation flottante) et les cyprinidés plus éloignés. À la même échelle, les modèles univariés (qui ont été construits avec uniquement les variables CA et ED, quant à eux, ne supportaient que partiellement ce constat, montrant une interaction négative significative entre ED et CA pour les cyprinidés (modèle 1.4; Table 5 – Chapitre II), mais surtout une relation positive significative entre CA (mais pas avec ED) et leur abondance (modèle 1.4; Table 5 – Chapitre II). Cela suggère un effet bordure négatif sur les cyprins, mais montre en même temps une association positive entre ce taxon et les îlots de plus grande taille. Aucune relation univariée significative n'a été trouvée pour la perchaude à cette échelle (Table 6 – Chapitre II). Globalement, les résultats obtenus à cette échelle suggèrent un effet de la taille des îlots sur les cyprins et un éventuel effet bordure, bien que faible, sur la perchaude.

### 1.3.2 Échelle de la station

Les résultats de la RDA basés sur les variables du paysage calculées à l'échelle de 80 m étaient quelque peu similaires à ceux obtenus au niveau du paysage pour ce qui concerne la relation entre la perchaude et la densité de bordure (ED) et entre les cyprins et la distance des îlots de végétation flottante (D-bras). Par contre, la relation avec les autres variables était moins claire. La variable de densité de végétation submergée (PVI) était quant à elle inversement liée au premier axe de la RDA (Figure 3 – Chapitre II). Les résultats des modèles univariés étaient clairement en contraste avec ceux de la RDA, montrant une relation positive entre l'abondance des cyprinidés et « CA » ainsi que « ED » (modèles 2.1 et 2.2; Table 5 – Chapitre II) et une relation négative significative entre « CA » et l'abondance de la perchaude (Modèle 2.2, Table 6 – Chapitre II).

À l'échelle de 10 m, aucune relation significative n'a été trouvée, ni pour la perchaude ni pour les cyprinidés, alors que la RDA a confirmé une relation potentielle entre les cyprins et la distance des îlots de végétation flottante, confirmant le rôle de cette variable. Globalement, la relation entre l'abondance des poissons et les variables du paysage était moins claire à cette échelle, à l'exception de la distance de l'îlot de plantes flottantes le plus proche (D-bras), qui était directement liée à l'abondance des cyprinidés comme pour les deux autres échelles spatiales considérées. Toutefois, cela n'est pas surprenant étant donné que cette mesure ne dépend pas de la taille de la zone tampon autour de la station, mais uniquement de la distance entre la station et un autre îlot.

Globalement, nos résultats ne supportent pas les prédictions d'un fort effet bordure indépendant de la quantité d'habitat disponible, mais confirment l'importance de cette dernière variable, ainsi que celle de variables liées à l'isolement, dans la détermination de la distribution des poissons dans les lacs peu profonds. Seulement des relations faibles ont pu être observées entre la densité de bordure et l'abondance d'espèces à haute capacité de manœuvre natatoire. Ces résultats, bien que d'une portée relativement modeste, ouvrent néanmoins des pistes de recherche dans le domaine de l'écologie du paysage dans les herbiers aquatiques et dans la gestion des écosystèmes lacustres peu profonds. Malheureusement, l'approche expérimentale initialement prévue pour ce projet de

maîtrise (manipulation de la configuration spatiale des îlots de VAS du lac à la Tortue par l'installation de bâches sur le fond lacustre) n'a pas pu être exploitée à cause d'impondérables indépendants de ma volonté. La manipulation expérimentale de la densité de bordure, à laquelle j'ai contribué avec de grands efforts, mais qui a été finalement réalisée trop tard pour être utilisée, aurait pu permettre un test plus robuste des hypothèses avancées ici.

## **CHAPITRE II**

### **RELATIONSHIP BETWEEN SUBMERGED VEGETATION HABITAT CONFIGURATION AND FISH ABUNDANCE**

Article en préparation pour une soumission à *Environmental Biology of Fishes*.

T. Allart, M. A. Rodríguez, A. de Grandpré, A. Bertolo

Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques (RIVE)  
et Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement (GRIL),  
Université du Québec à Trois-Rivières, 3351 Boul. des forges, C.P. 500, Trois-Rivières  
QC G9A 5H7, Québec, Canada.

## Abstract

Whereas submerged aquatic vegetation (SAV) offers a key habitat for fish, the effects of its spatial configuration (e.g., the fragmentation of the vegetation landscape) on fish communities is poorly understood. Among the main factors related to habitat fragmentation, edge effects are expected to have strong impacts on animal populations and communities. Here, we test the hypothesis that edge effects can affect the distribution of lake fish species in SAV landscapes, depending on their manoeuvring skills. To reach this objective, we first quantified the spatial configuration (size and edge density) of SAV patches in a temperate shallow lake by coupling two complementary mapping methods (aerial photography and echosounding). These measurements were then used to explain the abundance of different littoral fish species sampled using camera traps, a non-invasive method allowing to collect simultaneously fish abundance data over a large spatial extent. We expected that species with good manoeuvring capacities (e.g. yellow perch, *Perca flavescens*) would be favoured in SAV patches with high complexity (e.g., with a high perimeter-area ratio) relatively to open-water species (e.g. cyprinids). Whereas we found that yellow perch and cyprinids seem to use different habitats, our results gave only mixed support to this prediction. Yellow perch abundance seems to be favoured in SAV patches with a relatively large edges, which is an accordance with their relative high ability to manoeuvre in more complex habitats. The strongest relationships observed were in fact between the total amount of habitat and both cyprinids (positive) and yellow perch (negative). Moreover, isolation (i.e. distance from other vegetated patches) seemed to be another potential driver of fish abundance, with yellow perch found closer to other vegetated patches than cyprinids, in accordance with the expected open-water habitat preference of these later.

**Keywords:** camera-trap, edge effect, fish habitat use, freshwater macrophytes, habitat fragmentation, shallow lakes



## Introduction

Landscape characteristics are major drivers of the structure of biological communities (Turner, 1989). Changes in either the size or configuration of habitat patches have potential consequences on species numbers, composition and abundance structure (Fahrig, 2003). Changes in habitat configuration can ultimately lead to a discrete patch formation, or habitat fragmentation (Forman, 1995). Habitat fragmentation is often loosely defined as a process involving both fragmentation per se but also habitat loss (Fahrig, 2017). Understanding how these two factors can determine the spatial pattern of organism reliant on that habitat is a fundamental question in community ecology (Morin, 1999). The artificial boundaries created during habitat fragmentation can have multiple impacts on organisms via the so-called edge effects (Haddad et al, 2015). Edge effects group together the different ecological phenomena caused by the presence of an ecotone, which is defined as being a transition area between two habitats where we can observe a change in biotic and/or abiotic attributes (Ries *et al.*, 2004) that can affect species abundance, species richness, food availability and predation (Murcia, 1998; Smith *et al.*, 2008). Fragmentation typically increases the amount of edge associated with vegetation patches (Smith et al, 2008) and should thus ultimately affect animal communities.

Although the understanding of spatial phenomena in ecology has come a long way in recent years, landscape ecology is an area that has only recently become interested in aquatic systems (e.g. Brind'Amour et Boisclair, 2011). Spatial phenomena should be particularly important in shallow lakes, given the potential extended interface between vegetated areas and the open water, which can vary dramatically both within and among systems. Shallow lakes can in fact be extensively colonized by macrophytes (Scheffer, 2004), and even small variations in the depth of the photic zone can eventually lead to huge changes in the extension of the ecotone between open water and the vegetated patch areas. Other factors such as grazing by waterfowl (Joenje, 1985; Marklund et al, 2002; Torben et al, 2003) or residential development (Jennings et al, 2003) might change the size of the vegetated patches, with potential consequences for the aquatic biota using these habitats. Typically, vegetation patches are characterized by their size and their isolation, and they are defined by a shift in abundance in the plant communities (Ries *et al.*, 2004).

At the best of our knowledge, few studies have examined the importance of edge effects in littoral vegetation patches for fish populations and communities (Irlandi et al., 1999; Frederiksen, 2004; Jelbart, 2006). Fish responses to seagrass edges show very inconsistent patterns, with fish density and species richness showing an increasing at seagrass edges in some cases (Smith *et al.*, 2008; Macreadie *et al.*, 2009, 2010), but showing more often little or no response (Uhrin and Holmquist, 2003; Jelbart *et al.*, 2006; Johnson and Heck, 2006). Response of small fish species to seagrass edges may be related to predation from larger fish (Macreadie *et al.*, 2010) and individual species can show different responses to overall patterns, increasing or decreasing at the edge (Jelbart *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2008; Macreadie *et al.*, 2009).

Submerged aquatic vegetation (SAV) is a key component of aquatic ecosystems, serving as refuge from predation, improving fish recruitment, and increasing food resources for both benthic organisms and fish (Gilinsky, 1984; Kalff, 2002). However, not all fish species can exploit these resources equally (Scheffer, 2004; Krauss & Jones, 2012). The effects of vegetation on food availability and foraging efficiency are therefore among the main drivers of fish community structure in SAV systems. As a result, the modification of these habitats can significantly affect fish communities (Scheffer 2004). Whereas many studies have looked at the abundance of fish at the landscape scale or at least trying to predict the abundances from landscape variable (e.g. Fausch *et al.*, 2002; Pépino *et al.*, 2016), only a few ones have focused specifically on fish in a SAV landscape ecology context probably because of the difficulty of sampling them at appropriate spatial scales (Brind'Amour *et al.*, 2005; Connolly & Hindel, 2006).

Studies aiming at directly observe edge effects in seagrass have mostly used invertebrates as target species (Connolly et Hindel, 2006). To our knowledge, only one study has investigated the effects of changes in the spatial configuration of lacustrine SAV on fish. Olson *et al.* (2004) showed in fact a positive effect of saw tooth cuts in dense SAV beds on fish growth, which suggested an edge effect related to an increased access to benthic resources.

The main aim of this study is to determine the impacts of SAV habitat fragmentation on the fish habitat use in a shallow lake. We wanted to test the hypothesis that variation in the relative edge length in dense SAV patches can affect the distribution of fish species. More specifically, we expected that a higher edge-to-surface ratio would favour those fish species able to maneuver in complex habitat (e.g., centrarchids and percids) at the expense of open water fish species (e.g., most cyprinids). Taxa such as centrarchids and percids in fact rely primarily on their median and paired fins to swim which is a trait associated to good maneuvering skills compared to taxa such as cyprinids, which in contrast rely more on their body and/or caudal fin for propulsion and are thus less adapted to highly structured habitats (Villéger *et al.*, 2017).

To achieve this goal, we chose to use submerged camera traps, a non-invasive approach which allows for collection of simultaneous quantitative data on estimates of fish abundances over a large spatial and temporal extent. Despite some limitations linked to underwater visibility (turbidity and daily changes in light levels), this approach can provide cost-effective quantitative estimates of the abundance of fish species (Wearn & Glover-Kapfer, 2019).

## **Methods**

### ***Study site***

This study was conducted in the south section of lac à la Tortue (46°36'40" N, 72°37'57" W; Shawinigan, QC, Canada), a shallow lake extensively colonized by aquatic vegetation (both SAV and floating vegetation). The lake has an area of 3.3 km<sup>2</sup> and an average depth of 2.4 meters (Exp, 2013). It is fed by several underground springs as well as by an adjacent peat bog (one of the largest wetlands in southern Quebec; area: 6600 ha) located southeast of the lake. At the beginning of the 19<sup>th</sup> century the site was probably a large wetland that became a lake as a result of dredging to harvest iron ore (Exp, 2013). High levels of iron in the lake sediments are now thought to be responsible for precipitation of phosphorus in the water column (Exp, 2013), reducing its availability for

phytoplankton. The lake is thus relatively clear (Secchi disk depth: 3 m. ca.) despite its meso-eutrophic nature. In the 1990s, the lake experienced a strong invasion by the eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*). This canopy-forming species generated large patches of SAV (Fig. 1), which now are a habitat for different fish species. In addition, the lake is colonized by a crown of floating-leaved brasenias (*Brasenia schreberi*). Other species of macrophytes are present in the lake, including Canadian waterweed (*Elodea canadensis*), Robbins pondweed (*Potamogeton robbinsii*) and perfoliate pondweed (*Potamogeton perfoliatus*) (Christine Demers, Société d'aménagement et de mise en valeur du bassin de la Batisca, comm. pers.). Fifteen species of fish have been observed, including muskellunge (*Esox masquinongy*), yellow perch (*Perca flavescens*), largemouth bass (*Micropterus salmoides*), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), rock bass (*Ambloplites rupestris*), golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*), northern redbelly dace (*Chrosomus eos*); bluntnose minnow (*Pimephales notatus*), blacknose shiner (*Notropis heterolepis*), spottail shiner (*Notropis hudsonius*), brown bullhead (*Ameiurus nebulosus*), three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), banded killifish (*Fundulus diaphanus*), central mudminnow (*Umbra limi*), and white sucker (*Catostomus commersonii*) (Christine Demers, Société d'aménagement et de mise en valeur du bassin de la Batisca comm. pers.).

### ***SAV cartography***

SAV was mapped using two methods: echosounding and aerial remote sensing to measure, respectively, both the submerged portion of SAV and its canopy.

### ***Echosounding***

SAV distribution was mapped using a Biosonics DT-X echosounder equipped with a 1000 Hz transducer specific for SAV coupled with a differential GPS (DGPS) with an accuracy < 1 m. The echosounding campaign has been carried out during the whole month of July 2016. Echosounding data were averages of ten individual pings per second recording. Parallel transects separated by a distance of 10 m were conducted throughout

the southern portion of the lake at a speed of 4 km/h. Echosounding data was first treated with the *Visual Habitat* software (Biosonics) and then used to calculate the percentage of volume of the water column occupied by the SAV (hereafter percent volume infested; PVI; Equation 1) which were subsequently interpolated using a geographic information system (GIS) as a binary raster to obtain a map with continuous PVI and depth values in the lake (Fig. 1):

$$PVI = \frac{\text{plant cover} \times \text{plant height}}{\text{total depth}} \quad \text{Equation 1}$$

### *Aerial photography*

Aerial images of the floating and canopy-forming SAV were captured using a SensFly eBee Unmanned Aerial Vehicle (UAV) equipped with a regular GPS with an accuracy of about 7 meters. The former carries a Canon S110 camera (12 megapixels) that has been modified to capture the red, green, and near-infrared bands (NIR, ~ 850 nm). Photos were taken at an altitude of about 115 meters with a resolution of about 4.3 cm/pixel on the ground. Calibration was performed before each flight using a Gray Lastolite calibration target with a uniform reflectance of 0.18. This calibration makes it possible to convert the brightness values into reflectance and thus correct the differences in illumination between the flights. Ground truthing was used to match aerial photographs with echosounding data, which were collected with higher spatial precision (see below).

### *Aerial image processing*

Aerial photos in geolocated jpeg format (eMotion software) were transformed into a mosaic sector by sector (Pix4Dmapper software; for parameters used see Appendix 1) using ground control points previously marked in the field using a high-precision SxBlue II GPS (accuracy < 1 m). This procedure allows the different sectors mapped at the same date to be merged to obtain a large mosaic corrected for the light conditions of the various flights, and with a spatial accuracy similar to the one obtained for the echosounding data. The map was used to obtain an OBIA-supervised classification

(eCognition software, Trimble) into categories (e.g. floating vs. canopy-forming SAV vs. open water) (see parameters in Appendix 1, based on the work of Husson *et al.*, 2016). This classification yields a binary raster of polygons representing the parcels of floating and canopy-forming SAV (Fig. 1).

### *Habitat quantification*

Landscape metrics of submerged vegetation groups, such as *M. spicatum* and *B. schreberi* patches, were calculated from the rasters using the *Fragstat* software (McGarigal *et al.*, 2012). The following metrics were obtained for each patch: total area (m<sup>2</sup>), perimeter (m), edge density (m<sup>2</sup>/ha), the nearest distances to another patch of milfoil (m) and to an island of floating aquatic vegetation (Table 1). The edge density metric was selected as a measure of habitat fragmentation since it is independent of the amount of habitat by construction (Wang *et al.*, 2014). To explore the scale-dependency between the habitat configuration and fish abundances (Connolly & Hindel, 2006), the landscape metrics were calculated at three different spatial scales: whole-patch (whole patch scale), 80-m (circular buffer with 80-m radius at the station) and 10-m scale (circular buffer with 10-m radius at the station). Whereas at the whole-patch scale several stations share the same values for the different metrics since there are more than one station per SAV patch, at both the 80-m and 10-m scale these values vary since the minimum distance between two stations is 85 m. Station too close to another one (< 100 m) were not sampled on the same day when it was possible.

### *Fish data collection*

Fish data were collected over three days: 30 August, 1 and 2 September 2016, between 10:00 and 16:00. For logistic reasons, it has not been possible to sample more days. Additional sampling days was planned but we faced very low visibility rendering the camera trap unable to capture good photograph. Pre-programmed underwater photographs (time-lapse) were taken facing each patch of canopy-forming SAV (mainly watermilfoil). To select a sampling site, we have created a map with a random grid of

point space by 10 meters, stations were pick when the point collide with the edge of the SAV patches, the minimum distance between two adjacent stations is 10m on our smallest patch and 65 m on other patch. Then a random draw of the pre-select site determines 16 sites per day for three day. A total of 48 sampling stations were set up at positions selected randomly along the edge of the SAV patches (Table 2). 14 cameras were unable to capture data reducing to 35 valid sampling stations. During the three days of sampling, the weather conditions were similar, with no clouds and wind.

On the sampling days, 16 submersible cameras, pre-programmed to take snapshots every two minutes without flash. The two minutes lapse was chosen in order to minimize the probability of catching twice the same individual fish in two consecutive pictures. The cameras were placed at approximately two meters in front of a vegetation patch. The cameras were placed at mid-depth in the water column, facing the vegetation patch. A total of 180 photographs were taken at each station. The photographs were manually screened to count fish species. For each species and each camera, data were expressed as total fish counts per day.

### *Statistical analyses*

Redundancy analysis (RDA; an Euclidean-based ordination method) was used to explore the relationship between SAV characteristics and fish abundance at the community level at the three different scales selected. The names and definitions of independent variables selected were; ED; CA; PVI; D-patch; D-bras (Table 1). All species abundances were  $\log(x+1)$  transformed prior to analysis.

Binomial negative generalized linear model was used to build regression models for the abundance of different fish taxa explained by the landscape variables measured at the three different scales. Here, we focus only the two key variables related to our main hypothesis (i.e. ED and CA) in order to reduce the number of variables as low as possible given the data at hand. We examined four different models for each taxon, including as independent variables, respectively: (1) edge density; (2) total area; (3) edge density and

total area; (4) edge density, total area, and their interaction. Our working hypothesis is that if the border effect acts independently of the total amount of habitat, models 3 and 4 (i.e. those which take into account the border effect by statistically controlling for the quantity of habitat) should have a better fit than model 1. The Akaike information criterion corrected for small-samples (AICc) was used to compare and rank the models. Under this approach, the model with the lowest AICc value is considered to be the best model. The value of  $\Delta\text{AICc}$  was then calculated for each model as the difference between the value of AICc for a given model and the value of AICc for the best model. Models with a  $\Delta\text{AICc} < 10$  are considered to be plausible and those with a value  $< 4$  considered to be strongly supported. Models with a  $\Delta\text{AICc} < 2$  are considered equivalent and, by the principle of parsimony, the simplest model among them will be considered as the best (Burnham and Anderson 2002). Given that fish abundance data (independent variable) were the same for all the three scales studies, it is possible to compare directly the models in terms of AICc.

Statistical significance was assessed for each independent variable by calculating 95% confidence intervals (95% CI) for the coefficient estimates, with those not including the zero value being considered as significant.

## Results

### *Landscape metrics*

The classification procedure coupling aerial and hydroacoustic data identified area seven *M. spicatum* patches differing in form, area, perimeter, and complexity (Table 2). A relatively large variability in edge density and total area was also observed among sampling stations except for the mean PVI which showed only little variation (min-max = 38.4-55.5%; mean = 46 %; Table 3).



### *Fish counts*

The total number of stations sampled was reduced to 34 during the three days of sampling due to some cameras malfunctions. Globally, 504 individual fish belonging to six species (from four different families) were detected by the camera traps (Table 4). Yellow perch and cyprinids (mostly golden shiners) were the most frequently observed taxa (224 and 147 observations respectively). Rock bass (29 observations), largemouth bass (nine observations), pumpkinseed (seven observations), and muskellunge (one observation) accounted for the remaining observations. Although we could not measure the size of the fish in the images, most of the fish observed were small (~10 cm), apart from muskellunge (which was observed only once; Table 4). Given that the total abundances were low for most taxa, the statistical analyses were conducted on the two most abundant taxa only, yellow perch and cyprinids.

### *Multivariate analyses*

At the whole patch level, the landscape variables explained 16% (13% on the first axis and 3% on the second axis) of the variation in the distribution of fish abundances in the RDA. Yellow perch and cyprinids were associated to variation in SAV landscape configuration (Fig. 2a). Edge densities, patch isolation (d-patch), PVI and total area (in part) were correlated with the first RDA axis. Yellow perch were positively associated to edge density, as predicted, and total patch area whereas cyprinids were positively associated with PVI and the distance from the nearest canopy-forming SAV patch (d-patch). RDA showed that yellow perch was associated to SAV patches with relatively large size and high edge density with less dense submerged vegetation, whereas cyprinids followed the opposite pattern. Both taxa were also clearly related to isolation variables with yellow perch found more frequently at sites close to other vegetated patches (either milfoil or floating vegetation) and cyprinids farther from them.

At the 80-m (station) scale the landscape variables explained 15% (12% on the first axis and 3% on the second axis) of the variation in the distribution of fish abundances in the RDA. Yellow perch and cyprinids were associated to variation in SAV landscape

configuration (Fig. 2b). Similarly to the patch scale, edge density and total patch area were positively correlated with yellow perch abundance, whereas an opposite relationship was observed for cyprinids. In contrast to what observed at the patch scale, PVI was associated to yellow perch, and was inversely related to cyprinids. Patch isolation variables (both in terms of nearest patch of SAV and nearest patch of floating vegetation) were correlated with the first axis, similarly to the abundance of cyprinids. The results of the RDA based on landscape variables calculated at the 80 m scale were somewhat similar to those obtained at the patch level, but in this case, we found a weaker relationship between yellow perch and both ED and CA and the submerged vegetation density variable was inversely related to the first RDA axis (Fig. 2b).

At the 10-m (station) scale, the landscape variables explained 16% (13% on the first axis and 3% on the second axis) of the variation in the distribution of fish abundances in the RDA. In this case, the association between fish abundance and SAV landscape configuration differed somewhat from the other scales analyzed (Fig. 2c). Similarly to what observed for the other two scales analysed, patch isolation (mostly D-bras) resulted to be correlated with the abundance of cyprinids, whereas an opposite relationship was observed for yellow perch. However, in contrast with the other two scales, at this scale edge density resulted to be correlated with the abundance of cyprinids and negatively correlated with the abundance of yellow perch.

Overall, our RDA analysis showed a consistent pattern linking both species to patch isolation variables, with yellow perch found more frequently close to other vegetation patches (either SAV or floating) and cyprinids following the opposite pattern, this pattern is relatively constant between the three scales. In contrast, the relationship with ED followed the predictions (i.e. positive association with yellow perch and a negative one for cyprinids) only at the two larger scales. At the same scales, CA was positively related to yellow perch abundance and inversely related to that of cyprinids, whereas no apparent correlation was observed at the 10m scale which is not surprising due to the little to the very low or zero variability around the station at this scale (Table 3).

### *Univariate analyses*

For cyprinids, we found no marked differences among models at the three different scales (patch, 80-m and 10-m scale) in terms of plausibility, with all the candidate models having a  $\Delta AIC < 10$  (Table 5). However, among these, one model at the patch scale and all the models at the patch scale were particularly well supported, since their  $\Delta AIC$  was lower than 4 (Burnham and Anderson 2002). Model 1.4 (ed\*ca at the patch scale) had the lowest AIC and was clearly the best among the other models at the same scale. Whereas all the models at the 10-m scale had a lower plausibility than model 1.4 ( $\Delta AIC > 5.5$  in all cases), models at the 80-m scale all resulted to be plausible alternatives to model 1.4 ( $\Delta AIC < 4$  in all cases). Among these, model 2.2 was the most parsimonious with only one variable (CA) and a  $\Delta AIC < 2$  (Tab. 5), suggesting that this latter model should be preferred to model 1.4. Model 2.2 showed a significant positive relationship between patch area (CA) and the abundance of cyprinids (Fig. 3). Albeit less parsimonious, model 1.4 also showed a significant positive relationship between patch area (CA) and the abundance of cyprinids, together with a significant negative interaction between (CA) and edge density (ED). ED was not significantly related to cyprinids abundance in model 1.4 and showed mixed results among the models with a  $\Delta AIC < 4$  (Table 5).

For yellow perch, we also found no marked difference in terms of plausibility among models at the three different scales with all the candidate models having a  $\Delta AIC < 10$  (Table 6). Model 2.2 (CA only at 80 m scale) had the lowest AIC, with models 2.1, 2.3 and 2.4 being potential competitors models, having a  $\Delta AIC < 4$  (Table 4). Given that the two latter are less parsimonious than the formers, model 2.2 and 2.1 should be preferred. Model 2.2. showed a significant negative relationship between yellow perch abundance and patch area (CA) (Fig. 4), whereas model 2.1 showed no significant relationship between yellow perch abundance and edge density (ED). These results were only partly in accordance with those of the multivariate approach.

At the whole patch scale, univariate models (which were built with only CA and ED variables) supported only partially the RDA findings (Fig. 2a), showing a significant

negative interaction between ED and CA for cyprinids, but a significant positive relationship between (CA) (but not with (ED) and their abundance (Model 1.4; Table 5). No significant univariate relationship was found for yellow perch at this scale (Table 6). At the 80 m scale, the results of univariate models were clearly in contrast with those of the RDA (Fig. 3), showing a significant positive relationship between cyprinids abundance and both CA and ED (Models 2.1 and 2.2; Table 5) and a significant negative relationship between ca and the abundance of yellow perch (Model 2.2, Table 6). Finally, for the 10 m scale, univariate models showed no clear patterns for neither yellow perch nor cyprinids. Given that univariate models for the 80 m scale were among the best for both yellow perch and cyprinids based on AICc, the results of univariate and multivariate analysis are apparently in contrast.

## Discussion

Albeit the total variation explained is relatively low, the results of the multivariate analysis corroborated at least partially the prediction that more complex habitats are associated with species with relatively high manoeuvring abilities such as yellow perch whereas less complex habitats are associated with open-water species such as cyprinids. These two taxa showed in fact opposite relationships with landscape variables in the RDA, with yellow perch associated to larger and more complex patches and cyprinids with simpler and more isolated patches, at least at the two larger scales taken into account (Figs 2-4). However, these tendencies were not supported by the univariate models, which showed a less clear pattern and gave overall poor support to the complexity-maneuvrability hypothesis (Tables 5-6). The strongest univariate relationships were in fact observed for both fish taxa with the total patch area (CA), whereas we got null or at best mixed results for the relationship with edge density (ED). The differences between the results of the RDA and the linear models might be partly due to the presence of landscape variables in the RDA (d-patch and d-bras) which were not included in the linear models. However, including all the variables (one by one or sequentially) to the linear models did not improve their fit nor changed qualitatively our conclusions (results not shown).

Our multivariate analyses also suggest that large-scale spatial variables have probably a role in determining the distribution of fish at the local scale. For example, the distance from other vegetated patches resulted to be related to the distribution of both cyprinids (directly related to the distance from the nearest floating plants patch at all scales) and yellow perch (inversely related to the distance from the nearest milfoil patch at the larger scale). This suggest that, at least during the day, the proximity among SAV patches is more important for species such as yellow perch, whereas the access to the open water is more important for cyprinids. Edge density also resulted to be related to the distribution of both cyprinids (inversely related to the amount of habitat and the edge density) and yellow perch (directly related to the amount of habitat and the edge density) in multivariate analyses. This suggest that a higher edge density is potentially important for yellow perch, who preferred complex SAV patches, as predicted by their good manoeuvring capacities, whereas less complex SAV patches is preferred for the cyprinids. However, these results should be taken only as tendencies who deserve stronger test since the results of the univariate models did not support our main hypothesis related to the edge effect.

Overall, our univariates models results show that, for both yellow perch and cyprinids, fish abundance respond differently depending on the scale considered. This lack of consistency across scales can be a problem as it can make difficult the interpretation of the relationships between fish abundance and landscape variables. Dorenbosch *et al.* (2010) found that differences in fish assemblage composition, species richness, population density and individual size between seagrass–mangrove habitat and coral reef habitats appear to be related to the habitat configuration at the landscape level, but at smaller scale this effect is possibly confounded by local recruitment of some species on the reef. These results show that spatial scale needs to be taken into account in landscape studies. In our study, the strength (and sometimes its sign) of the relationship between landscape variables and fish abundance varies with scale in both univariate and multivariate analyses. Our univariate models, for example, show that the 80m scale seem the best fitting scale compared to both the patch and the 10m scale. At the 80m scale, the total amount of habitat resulted to be related to the distribution of both cyprinids (showing a

positive relation to the total habitat amount) and yellow perch (showing a negative relation to the total amount). Edge density resulted to be related to the abundance of cyprinids and not for yellow perch. However, the relationship between edge density and the abundance of cyprinids was not consistent among the plausible models, with the model with the lowest AICc (model 1.4; Table 5) showing a negative interaction between edge density and total amount of habitat and one competitor model showing a positive coefficient for edge density.

Despite our results are somewhat inconsistent across scales and between univariate and multivariate analysis, multivariate analyses suggest that yellow perch abundance is favoured in SAV patches with a relatively large edge (Fig. 2), which deserves better scrutiny in the future. The observed tendency is an accordance with the ability of yellow perch to manoeuvre in more complex habitats (Cooke and Philipp, 2009) and with the fact that high manoeuvrability species are often associated with SAV habitat (Werner et al, 1983). In contrast, always based on the RDA results, cyprinids tended to be found in patches with simpler edges. This is in accordance with the tendency of open water species to less frequently use SAV habitats (Creque and Czesny 2012). Miller et al (2018) found that SAV habitats were dominated by high manoeuvrability species whereas open water habitat were dominated by cyprinids, in accordance with our hypothesis that a higher edge-to-surface ratio would favour those fish species able to maneuver in complex habitat at the expense of open water fish species. In addition, Caldwell and Gergel (2013) found that less mobile fish species have lower abundances when habitat was fragmented, while mobile fish species were less affected by fragmentation, which is in accordance with the relation between both cyprinids and yellow perch and isolation variable. Moreover, the proximity of good-quality adjacent habitat have also been demonstrated to affect movement patterns and abundance of estuarine fish (Irlandi and Crawford, 1997). Whereas we have measured the abundance of fish only in front of a SAV patch rather than within the patch itself, our results, albeit weak, are overall in agreement with these findings from the literature. However, since these results were not supported by our linear modelling approach, caution should be taken in their interpretation.

Whereas our sampling method did not allow to efficiently sample large-bodied predators, these might have affected the distribution of small-bodied taxa such as yellow perch and cyprinids in our study lake. SAV provides small fish species with a refuge from predation (Jackson *et al.*, 2001), and changes in both SAV structure and presence of predators can affect the refuge value of patches (Horinouchi, 2007). Eggleston *et al.* (1998) suggested that higher abundances of large decapods in continuous or large patches of seagrass may be explained by active habitat choice related to an anti-predator behaviour. A similar phenomenon might explain the unexpected positive relation we found at the scale of the whole patch, but not at the other two smaller scale, between cyprinids abundance and the SAV density (PVI; Fig. 2a), suggesting that cyprinids prefer to stay close to denser vegetation patches as a refuge despite being an open-water fish taxon. Moreover, SAV spatial patterns, independent of plant density and biomass, may alter predation rates and foraging strategies of nekton (Boström *et al.*, 2006). SAVs edges can provide a foraging area or barrier for transient predators (Horinouchi, 2007) and can facilitate greater encounter rates between predators and prey, decreasing prey abundances at edges through greater mortality rates or predator avoidance (Ries *et al.*, 2004). In shallow lakes, where the canopy of SAV reaches the water surface, unvegetated corridors may provide the only avenue for movement/foraging in an unstructured environment (Boström *et al.*, 2006) linking movement mechanisms and predation, at the edge of SAV habitat. Previous research suggested in fact that fish predation at SAV edges is greater than at other SAV locations (Bologna and Heck, 1999; Gorman *et al.*, 2009). Unfortunately, these considerations are admittedly speculative since our method did not allow to estimate the risk of predation by piscivorous fish, probably due to the fact that their abundance is much less than that of their prey in our system. It should be noted that our results concern a very short period of time and a more extensive sampling strategy should be sought to have a more robust test of the effects of edges on the distribution of fish in lakes. Manipulative experiments aiming at disentangling explicitly the effects of habitat amount from edge effects would probably allow a more powerful test of our main hypothesis.

Despite we only found some weak relationships between landscape attributes and fish distribution, some of our results give some support to the hypothesis that more complex habitats favor fish species with good maneuvering skills. We also showed that isolation and patch size are potential drivers of the distribution of fish species within SAV landscapes. Although the relationships are not very strong, we have found that the abundance of yellow perch seems to be favored in the SAV plots with a large amount of borders which would be in accordance with their ability to maneuver in more complex habitats. However, our univariate models did not support the hypothesis of a “fragmentation per se” effect, with models 3 (additive) and 4 (interaction) being not retained (for neither taxa). Moreover, as we used an observational instead of an experimental approach to test out hypotheses, we could not fully isolate the effects of habitat configuration and area from other habitat features that covary along with these landscape-scale variables and the possibility that indirect effects could generate the same predicted response. Nevertheless, this approach showed how the abundance of yellow perch and cyprinids are related to the characteristics of the SAV landscape such as total patch area and distance from other vegetated habitats. Our strongest conclusion is that the distribution of both yellow perch and cyprinids within the lac à la Tortue is mainly related to the amount of habitat rather than to the edge effect.

To our knowledge, this is the first study to use underwater camera traps to observe the impact of spatial configuration of SAV landscapes on fish communities. The increasing availability of cost-effective tools for data acquisition should foster our ability to improve our understanding of the effects of edges fish assemblage, and the mechanisms underlying such effects (Smith et al, 2011). We hope that, albeit the observed relationships are weak, our results will foster new advances in the study of the SAV landscape configuration on fish communities.

### **Acknowledgements**

We thank Sébastien Duchesne and Christine Demers (SAMBBA) for their invaluable logistic support, Arthur de Grandpré for field assistance and UAV picture



analysis, Matteo Giacomazzo and Antoine Fillon for their advice with statistical analysis. This research was supported by a grant from MITACS, the RIVE-UQTR research center and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada-Discovery grant to AB.

## References

- Bologna, P. & Heck, K. (1999) Differential predation and growth rates of bay scallops within seagrass habitats, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239: 299-314.
- Boström, C., Jackson, E., & Simenstad, C. (2006) Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68: 383-403.
- Brind'Amour, A., & Boisclair, D. (2011) Effect of the spatial arrangement of habitat patches on the development of fish habitat models in the littoral zone of a Canadian Shield lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 737-753.
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., & Borcard, D. (2005) Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnology and Oceanography*, 50: 465-479.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Caldwell, I., Gergel, S. (2013) Thresholds in seascape connectivity: influence of mobility, habitat distribution, and current strength on fish movement. *Landscape Ecology*, doi: 10.1007/s10980-013-9930-9.
- Connolly, R.M., Hindell, J.S. (2006) Review of nekton patterns and ecological processes in seagrass landscapes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68: 433-444.
- Creque, S., Czesny, S. (2012) Diet overlap of non-native Alewife with native Yellow Perch and Spottail Shiner in nearshore waters of southwestern Lake Michigan, 2000-2007. *Ecology of Freshwater Fishes*, 21: 207-221.
- Exp. (2013). Portrait diagnostique du lac à la Tortue. Shawinigan. Available at the following address:  
[http://www.shawinigan.ca/Document/Fichiers%20PDF/Accueil/Sujets%20de%20l%27heure/Plan%20directeur%20du%20LAT/portrait\\_diagnostic\\_lac.pdf](http://www.shawinigan.ca/Document/Fichiers%20PDF/Accueil/Sujets%20de%20l%27heure/Plan%20directeur%20du%20LAT/portrait_diagnostic_lac.pdf) [accessed on 18 april 2016]
- Fagan, W., Cantrell, R., Cosner, C. (1999) How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist*, 153: 165-182.
- Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61: 603-610.

- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40: 1649-1663.
- Fahrig, L. (2017) Ecological responses to habitat fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 48: 1-23.
- Fausch, K. D., C. E. Torgersen, C. V. Baxter, and H. W. Li. (2002) Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience*, 52:483-498.
- Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M., Laursen, J. S. (2004) Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes: influence of physical setting. *Aquatic Botany*, 78: 147-165.
- Gilinsky, E. (1984) The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, 65: 455-468.
- Gorman, A.M., Gregory, R.S., Schneider, D.C., 2009 Eelgrass patch size and proximity to the patch edge affect predation risk of recently settled age 0 cod (*Gadus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 371: 1-9.
- Haddad, N.M. *et al.* (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1: 1-9.
- Horinouchi, M., 2007 Review of within-patch scale structure complexity on seagrass fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350: 111-129.
- Irlandi, E.A., Orlando, B.A., Ambrose, W.G. (1999) Influence of sea-grass habitat patch size on growth and survival of juvenile bay scallops *Argo pecten irradians concentricus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 21-43.
- Jackson, E.L., Attrill, M.J., Rowden, A.A., Jones, M.B. (2006) Seagrass complexity hierarchies: influence on fish groups around the coast of Jersey (English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 330: 38-54.
- Jelbert, J., Ross, P., Connolly, R. (2006) Edge effect and patch size in seagrass landscapes: an experimental testing using fish. *Marine ecology*, 319: 93-102.

- Jennings, M.J., Emmons, E.E., Hatzenbeler, G.R., Edwards, C., & Bozek, M. A. (2003) Is littoral habitat affected by residential development and land use in watersheds of Wisconsin lakes? *Lake and Reservoir Management*, 19: 272-279.
- Joenje, W. (1985) The significance of waterfowl grazing in the primary vegetation succession on embanked sandflats. *Vegetation*, 62: 399-406.
- Johnson, M.W., Heck, K.L. (2006) Effects of habitat fragmentation per se on decapods and fishes inhabiting seagrass meadows in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 306: 233-246.
- Kalff, J. (2002) *Limnology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 592 p.
- MacGarigal, K., Cushman, S.A., Ene, E. (2012) FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Macreadie, P., Hindell, J., Keough, M., Jenkins, G.P., Connolly, R., Keough, M.J. (2009) Fish responses to experimental fragmentation of seagrass habitat. *Conservation Biology*, 23: 644-652.
- Macreadie, P., Hindell, J., Keough, M., Jenkins, G.P., Connolly, R. (2010) Resource distribution influences positive edge effects in a seagrass fish. *Ecology*, 91: 2013-2021.
- Marklund, O., Sandsten, H., Lars-Anders, H., Irmgard, B. (2002) Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 47: 2049-2059.
- Miller, J., Kocovsky, P., Wiegmann, D., Miner, J. (2018) Fish community responses to submerged aquatic vegetation in Maunee Bay, western Lake Erie. *North American Journal of Fisheries Management*, 38: 623-629.
- Morin, P.J., (1999) *Community ecology*. Blackwell Science, Malden, MA.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 58-62.
- Olson, M.H. *et al.* (1998) Managing Macrophytes to Improve Fish Growth: A Multi-lake Experiment. *Fisheries*, 23: 6-12.

- Pépino, M., M. A. Rodríguez, and P. Magnan. (2017). Incorporating lakes in stream fish habitat models: are we missing a key landscape attribute? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74:629-635.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 491-522.
- Ries, L., and T.D. Sisk. (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85: 2917-2926.
- Scheffer, M. 2004 Ecology of Shallow Lakes. Springer Netherlands, Dordrecht. doi: 10.1007/978-1-4020-3154-0.
- Summerville, K.S., and T.O. Crist. (2001) Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology*, 82: 1360-1370.
- Torben, L., Sandsten, H., Moller, P. (2003) The restoration of a shallow lake by introducing *Potamogeton* spp.: The impact of waterfowl grazing. *Lakes and Reservoirs*, 8: 177-187.
- Turner, M.G. (1989) The effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 20: 171-197.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'neil, R.V. (2001) Landscape ecology in theory and practice. New-York: Springer-Verlag.
- Uhrin, A.V., Holmquist, J.G. (2003) Effects of propeller scarring on macrofaunal use of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 250: 61-70.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801.
- Wearn, O., Glover-Kapfer, P. (2019) Snap happy: camera traps are an effective sampling tool when compared with alternative methods. *Royal Society open science*, 6.
- Werner, E., Gilliam, J., Hall, D., Mittelbach, G. (1983) An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64: 1540-1548.

**Table 1.** Names and definitions of independent variables used in statistical analyses.

<i>Variable name</i>	<i>Variable code</i>	<i>Description</i>
Edge density	ED	Equals the sum of the lengths (m) of all edge, divided by the total landscape area (m <sup>2</sup> ), multiplied by 10,000 (to convert to hectares) (m/ha)
Total area	CA	Total patch area (ha)
Nearest SAV patch	D-ilot	Nearest distance of a patch of SAV <i>myriophyllum spicatum</i> (m)
Nearest patch of floating vegetation	D-bras	Nearest distance of a patch of floating <i>brasia schreberi</i> (m)
PVI	meanpvi	Percentage of the water column colonized by aquatic vegetation (%). Proxy of SAV abundance per unit surface

**Table 2.** Landscape characteristics. ED: edge density of SAV patch (m/ha); CA: total area of SAV patch (ha); Mean PVI: mean value of abundance of submerged vegetation (%).

<i>Patch</i>	<i>Edge density (ED)</i>	<i>Total area (CA)</i>	<i>Mean PVI</i>	<i>Camera trap effective</i>	<i>Total camera trap</i>
1	245.3	1.5	55.5	8	9
2	28.9	0.04	47.3	2	3
3	408.8	1.1	48.2	7	11
4	38.4	0.05	40.7	1	1
5	62.2	0.18	50.6	2	2
6	824.2	3.2	41.2	11	15
7	7.0	0.2	38.4	4	7

**Table 3.** Landscape characteristics for each station at the different scales: 10 m and 80 m. Using following metric: ed: edge density of SAV patch (m/ha); ca: total area of SAV patch (ha); Mean PVI: mean value of abundance of submerged vegetation (%). 14 cameras were unable to capture data reducing to 34 valid sampling stations.

Station name	Patch	pvi10	ca10	ed10	pvi80	ca80	ed80
0	7	43.56	0.006	1153.85	38.43	0.196	469.21
1	3	53.02	0.032	257.90	41.86	0.157	475.55
2	3	37.97	0.012	732.60	39.47	0.675	528.36
4	3	39.82	0.014	1098.90	39.37	0.516	512.05
5	2	48.56	0.017	732.60	37.47	0.038	116.82
7	3	47.24	0.014	1709.40	39.49	0.119	394.63
8	3	44.08	0.006	1221.00	40.88	0.306	283.38
10	2	48.22	0.008	1587.30	44.20	0.592	784.18
11	7	39.41	0.004	218.22	43.46	0.584	940.17
15	7	46.56	0.012	769.23	35.10	0.056	124.41
16	7	37.69	0.009	854.70	36.77	0.157	322.93
19	1	55.74	0.030	244.20	38.39	0.040	149.57
22	1	50.24	0.030	130.21	36.42	0.151	346.13
24	1	44.69	0.006	897.44	43.65	0.771	722.61
25	1	63.81	0.032	866.25	45.58	0.630	807.87
26	1	46.98	0.015	732.60	46.08	0.872	763.20
27	1	48.65	0.005	732.60	44.92	0.672	590.52
28	1	34.41	0.005	854.70	41.94	0.274	759.52
29	6	36.96	0.003	583.66	46.06	1.001	730.38
30	6	47.54	0.005	610.50	39.18	0.090	296.75
32	6	31.66	0.016	159.39	34.82	0.062	136.49
33	6	37.31	0.011	769.23	40.55	0.338	825.56
34	6	40.79	0.012	617.38	39.51	0.248	633.23
37	6	41.06	0.004	209.11	44.65	0.680	388.79
38	6	48.50	0.009	1153.85	40.30	0.173	496.47
41	8	39.80	0.030	529.81	42.42	0.353	497.71
42	3	54.10	0.009	512.82	35.13	0.038	64.15
43	3	43.19	0.006	610.50	43.19	0.380	411.88
45	6	43.32	0.002	366.30	41.66	0.432	616.85
46	6	35.09	0.022	1086.15	45.87	1.034	867.67
47	6	56.81	0.032	466.20	42.24	0.607	789.79
49	1	37.59	0.012	1289.14	43.16	0.829	824.80
50	6	53.14	0.008	512.82	47.05	0.715	469.02
52	4	54.55	0.009	854.70	36.69	0.050	54.35
53	8	41.54	0.006	512.82	37.24	0.152	77.94



**Table 4.** Counts of different fish species in the digital images collected by camera traps in SAV patches.

<i>Taxon</i>	<i>P1</i>	<i>P2</i>	<i>P3</i>	<i>P4</i>	<i>P5</i>	<i>P6</i>	<i>P7</i>	<i>Total</i>
<i>P. flavescens</i>	11	7	48	38	103	14	3	224
<i>Cyprinids</i>	115	1	17	0	10	1	3	147
<i>A. rupestris</i>	20	2	3	0	1	3	0	29
<i>M. salmoides</i>	0	0	6	0	2	1	0	9
<i>L. gibbosus</i>	2	0	0	0	1	4	0	7
<i>E. masquinongy</i>	0	0	1	0	0	0	0	1

**Table 5.** Model estimates for cyprinid abundance, together with their associated standard errors (S.D.) and both lower (CI 2,5%) and upper (CI 97,5%) confidence intervals. P-values associated to each estimate, Akaike Information Criterion adjusted for small samples ( $AIC_c$ ) and difference in  $AIC_c$  relative to the best-fitting model ( $\Delta AIC_c$ ) are also shown. For each scale, we examined four different models, including as covariates, respectively: i) edge density (ed); ii) total area (ca); iii) edge density and total area (ed + ca); iv) edge density, total area, and their interaction (ed x ca). patch: patch scale; 10: circular buffer with 10-m radius; 80: circular buffer with 80-m radius. Confidence intervals not including the zero value are in bold.

<i>Scale</i>	<i>Model</i>	<i>Parameters</i>	<i>Estimates</i>	<i>S.D.</i>	<i>CI 2.5%</i>	<i>CI 97.5%</i>	<i>Df</i>	<i>AIC<sub>c</sub></i>	<i>ΔAIC<sub>c</sub></i>	<i>p-value</i>
<b>patch</b>	1.1	ED	-0.003	0.001	-0.06	0.0005	3	139.6	6,00	0.09
	1.2	CA	-0.33	0.34	-1.37	1.07	3	142.1	8.5	0.59
	1.3	ED	-0.009	0.004	<b>-0.02</b>	<b>-0.003</b>	4	137.6	4,00	0.03
		CA	1.84	0.94	<b>0.15</b>	<b>3.52</b>				
	1.4	ED	-0.0004	0.01	-0,01	0,01	5	133.6	0	0.005
		CA	3.62	1.03	<b>1,69</b>	<b>5,78</b>				
		ED x CA	-0.004	0.001	<b>-0.007</b>	<b>-0.001</b>				
<b>80m</b>	2.1	ED	0.004	0.001	<b>0.001</b>	<b>0.006</b>	3	135.9	2.3	0.01
	2.2	CA	4.19	1.21	<b>1.48</b>	<b>6.94</b>	3	135,00	1.4	0.006
	2.3	ED	0.001	0.002	-0.005	0.01	4	136.8	3.2	0.02
		CA	3.14	1.78	-2.72	9.67				
	2.4	ED	-0.002	0.003	-0.01	0.01	5	137.6	2.6	0.03
		CA	0.59	3.944	-9.31	8.83				

<i>Scale</i>	<i>Model</i>	<i>Parameters</i>	<i>Estimates</i>	<i>S.D.</i>	<i>CI 2.5%</i>	<i>CI 97.5%</i>	<i>Df</i>	<i>AIC<sub>c</sub></i>	<i>ΔAIC<sub>c</sub></i>	<i>p-value</i>
		ED x CA	0.01	0.07	-0.01	0.02				
<b>10m</b>	3.1	ED	-0.001	0.001	-0.003	0.0001	3	139.4	5.8	0.08
	3.2	CA	53.17	38.05	-2.93	123.42	3	139.2	5.6	0.07
	3.3	ED	-0.001	0.001	-0.003	3.76 e-04	4	139.2	5.6	0.07
		CA	51.99	36.22	<b>14.07</b>	<b>1.37 e+02</b>				
	3.4	ED	-0.011	0.002	<b>0.004</b>	<b>2.46 e-03</b>	5	141.2	7.6	0.15
		CA	51.57	42.69	-17.17	1.41 e+02				
		ED x CA	0.006	0.134	-0.29	3 e-01				

**Table 6.** Model estimates for cyprinid abundance, together with their associated standard errors (S.D.) and both lower (CI 2,5%) and upper (CI 97,5%) confidence intervals. P-values associated to each estimate, Akaike Information Criterion adjusted for small samples ( $AIC_c$ ) and difference in  $AIC_c$  relative to the best-fitting model ( $\Delta AIC_c$ ) are also shown. For each scale, we examined four different models, including as covariates, respectively: i) edge density (ed); ii) total area (ca); iii) edge density and total area (ed + ca); iv) edge density, total area, and their interaction (ed x ca). patch: patch scale; 10: circular buffer with 10-m radius; 80: circular buffer with 80-m radius. Confidence intervals not including the zero value are in bold.

<i>Scale</i>	<i>Model</i>	<i>Parameters</i>	<i>Estimates</i>	<i>Std. Error</i>	<i>CI 2.5%</i>	<i>CI 97.5%</i>	<i>Df</i>	<i>AIC<sub>c</sub></i>	<i>ΔAIC<sub>c</sub></i>	<i>p-value</i>
<b>patch</b>	1.1	ED	0.001	0.001	-0.0008	0.002	3	203.8	3.7	0.36
	1.2	CA	0.12	0.20	-2.4	0.48	3	204.3	4.2	0.52
	1.3	ED	0.005	0.003	-0.002	0.01	4	204.3	4.2	0.31
		CA	-0.028	0.63	-2.68	0.61				
	1.4	ED	0.002	0.003	-3.43e-03	0.008	5	202.3	2.2	0.09
		CA	-1.96	0.76	<b>-3.52e+00</b>	<b>-0.3</b>				
		ED x CA	0.002	0.001	<b>9.54e-05</b>	<b>0.003</b>				
<b>80m</b>	2.1	ED	-0.001	0.01	-0.003	0.0005	3	202.6	2.5	0.15
	2.2	CA	-1.92	0.79	<b>-3.61</b>	<b>-0.23</b>	3	200.1	0	0.03
	2.3	ED	-0.0002	0.001	-0.002	0.002	4	202.1	2.1	0.1
		CA	-1.84	1.21	-3.99	0.4				
	2.4	ED	0.002	0.002	-0.002	0.005	5	202,00	1.9	0.08
		CA	1.26	2.63	-3.36	6.5				

<i>Scale</i>	<i>Model</i>	<i>Parameters</i>	<i>Estimates</i>	<i>Std, Error</i>	<i>CI 2.5%</i>	<i>CI 97.5%</i>	<i>Df</i>	<i>AIC<sub>c</sub></i>	<i>ΔAIC<sub>c</sub></i>	<i>p-value</i>
<b>10m</b>		ED x CA	-0.006	0.004	0.01	0.002				
	3.1	ED	0.001	0.001	-0.0002	0.002	3	202,00	1.9	0.1
	3.2	CA	-2.16	24.86	-56.05	64.51	3	204.7	4.6	0.94
	3.3	ED	0.001	0.001	-1.57e-04	0.002	4	204,00	3.9	0.27
		CA	-1.21	24.39	-4.79e+01	53.43				
	3.4	ED	0.001	0.01	-0.001	0.003	5	206.9	6.8	0.44
		CA	3.43	28.83	-56.65	71.92				
		ED x CA	-0.021	0.09	-0.19	0.16				

## Figure captions

**Fig. 1.** a) PVI map combined with aerial images plant classification of the south sector of the Lac à la Tortue. The black lines represent the edges of the submerged aquatic vegetation patch. PVI values are represented on a colour scale (expressed as a percentage). The black lines represent the edges of the canopy forming SVA patch (mostly *M. spicatum*). Note the patches of floating vegetation such as the one indicated by the arrow were not used to sample fish but were taken into account to calculate isolation measures. b) Sampling station add on the PVI map of the south sector of the Lac à la Tortue. The example showed in the box is a representation of how we calculate the landscape metrics at 10 m and 80 m.

**Fig. 2.** a) Redundancy analysis biplot showing the relationship between the abundance of dominant fish species (Pefl for Yellow perch and Cyp for cyprinids) and landscape variables at the patch scale. ED: edge density (m/ha); CA: total patch area (m<sup>2</sup>); meanpvi: percentage of the water column colonized by aquatic vegetation (%); D-patcht: nearest distance of a patch of SAV *myriophyllum spicatum* (m); D-bras: nearest distance of a patch of floating *brasenia schreberi* (m). The first and second axis explain 13% and 3% of the variance, respectively. b) Redundancy analysis biplot showing the relationship between the abundance of dominant fish species and landscape variables at the 80-m scale. The first and second axis explain 13% and 2% of the variance, respectively. c) Redundancy analysis biplot showing the relationship between the abundance of dominant fish species and landscape variables at the 10-m scale. The first and second axis explain 15% and 3% of the variance, respectively.

**Fig. 3.** Scatterplot of abundance of cyprinids in relation with the total amount of habitat (CA) at the 80 m scale. The prediction of model 2.2 is applied together with the associated confidence interval.

**Fig. 4.** Scatterplot of abundance of yellow perch in relation with the total amount of habitat (CA) at the 80 m scale. The prediction of model 2.2 is applied together with the associated confidence interval.

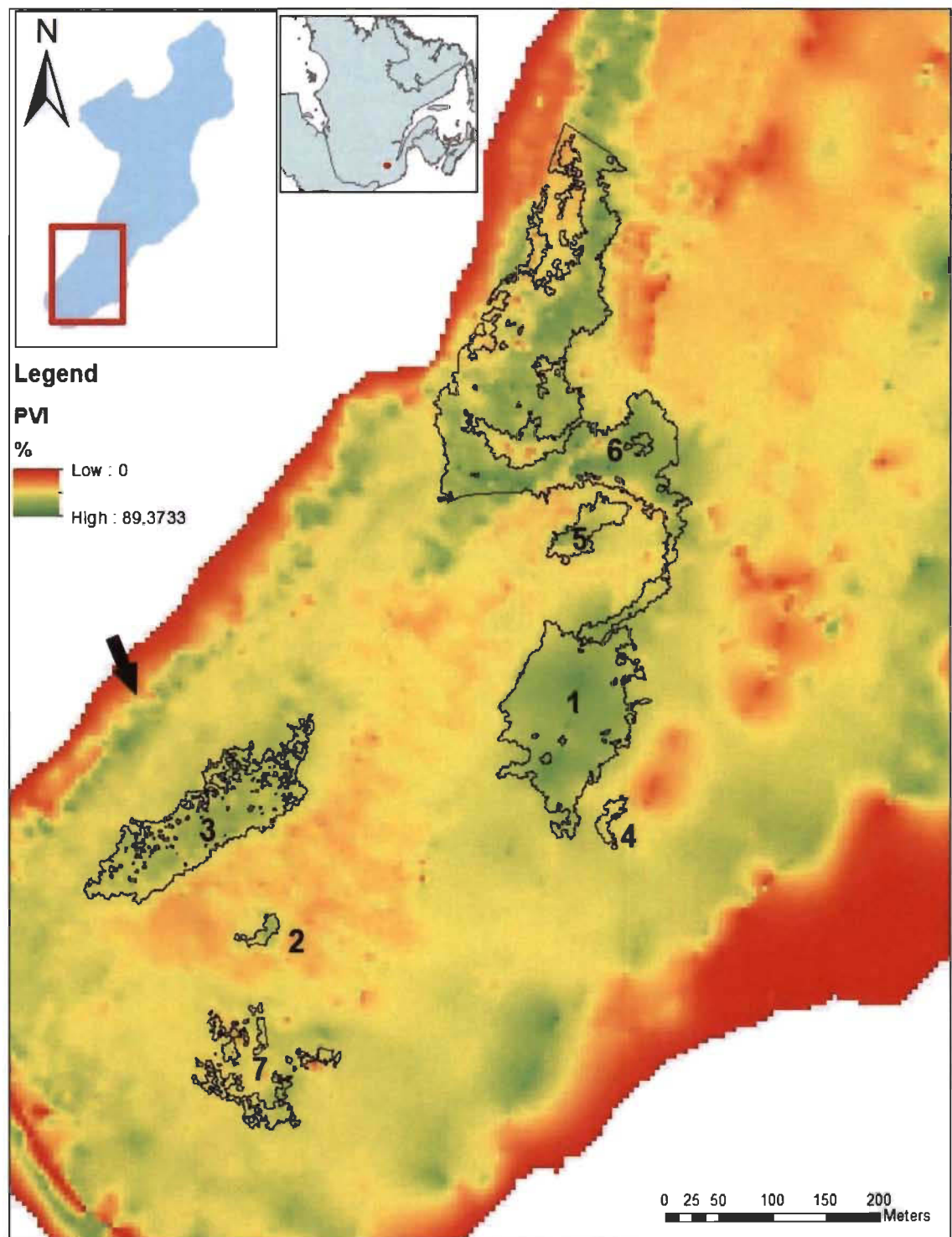


Fig. 1.a)

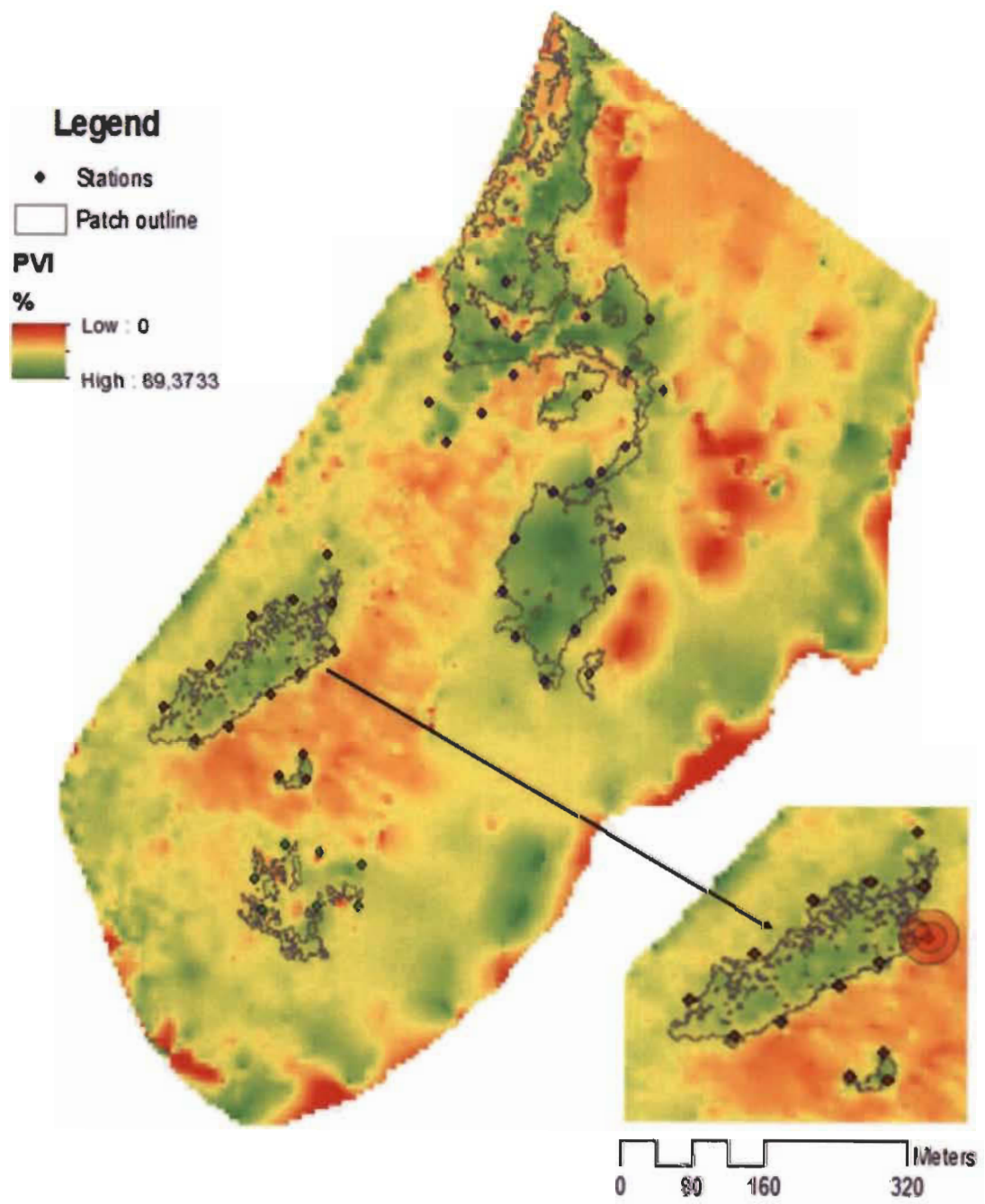


Fig. 1.b)



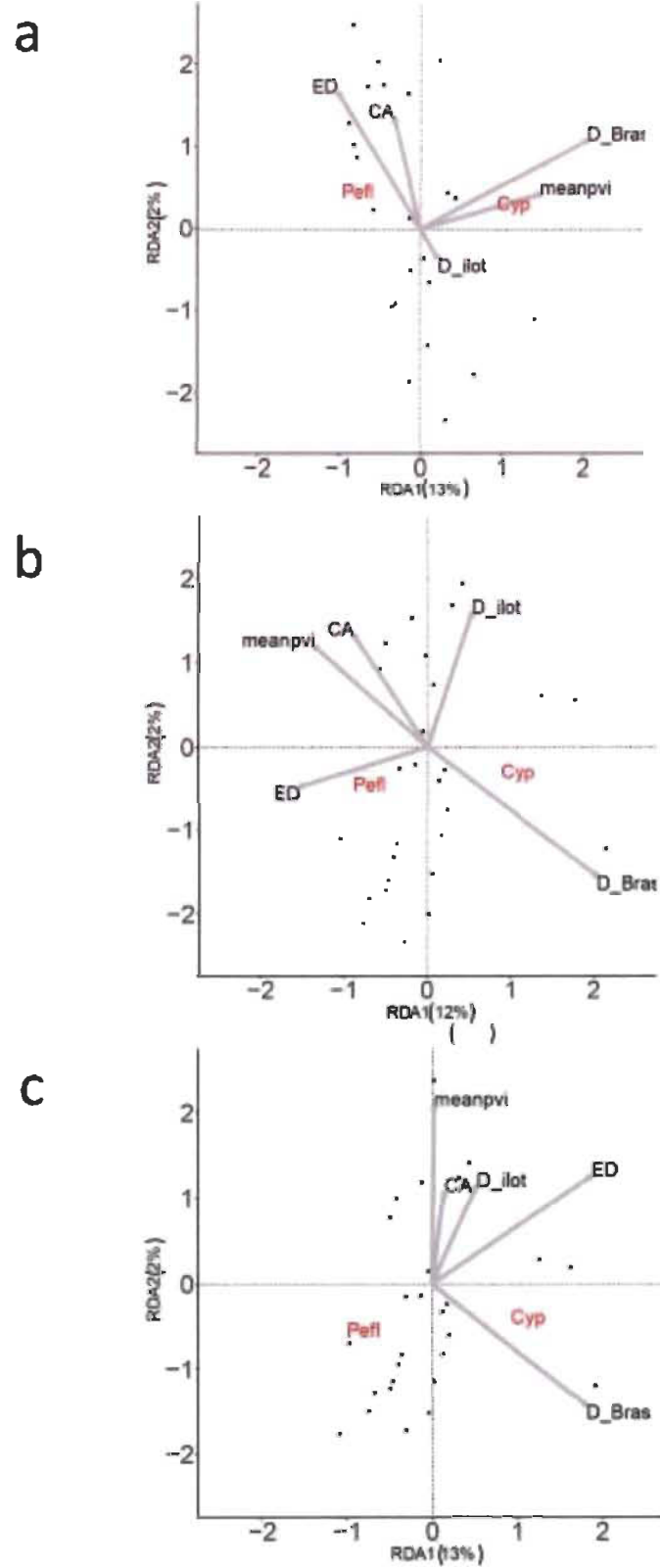


Fig. 2.

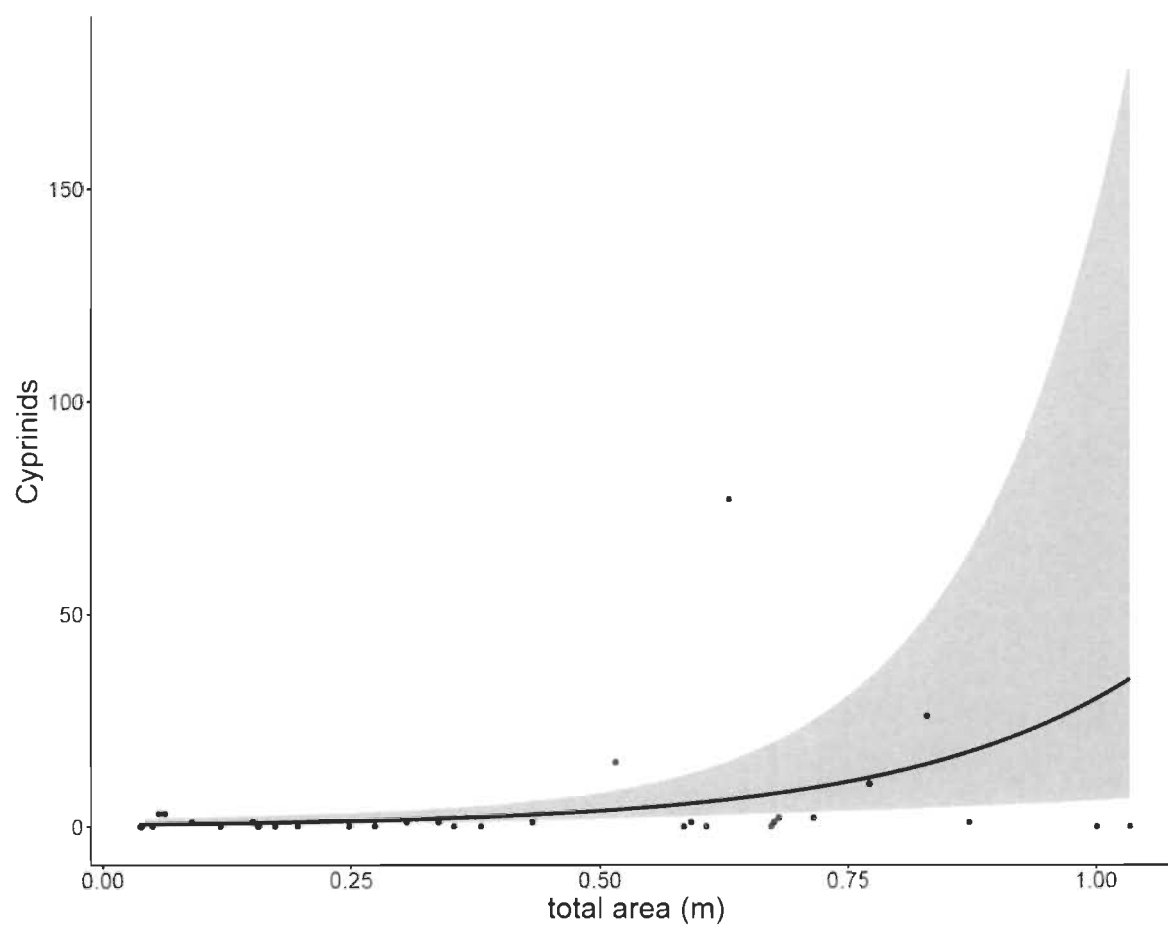
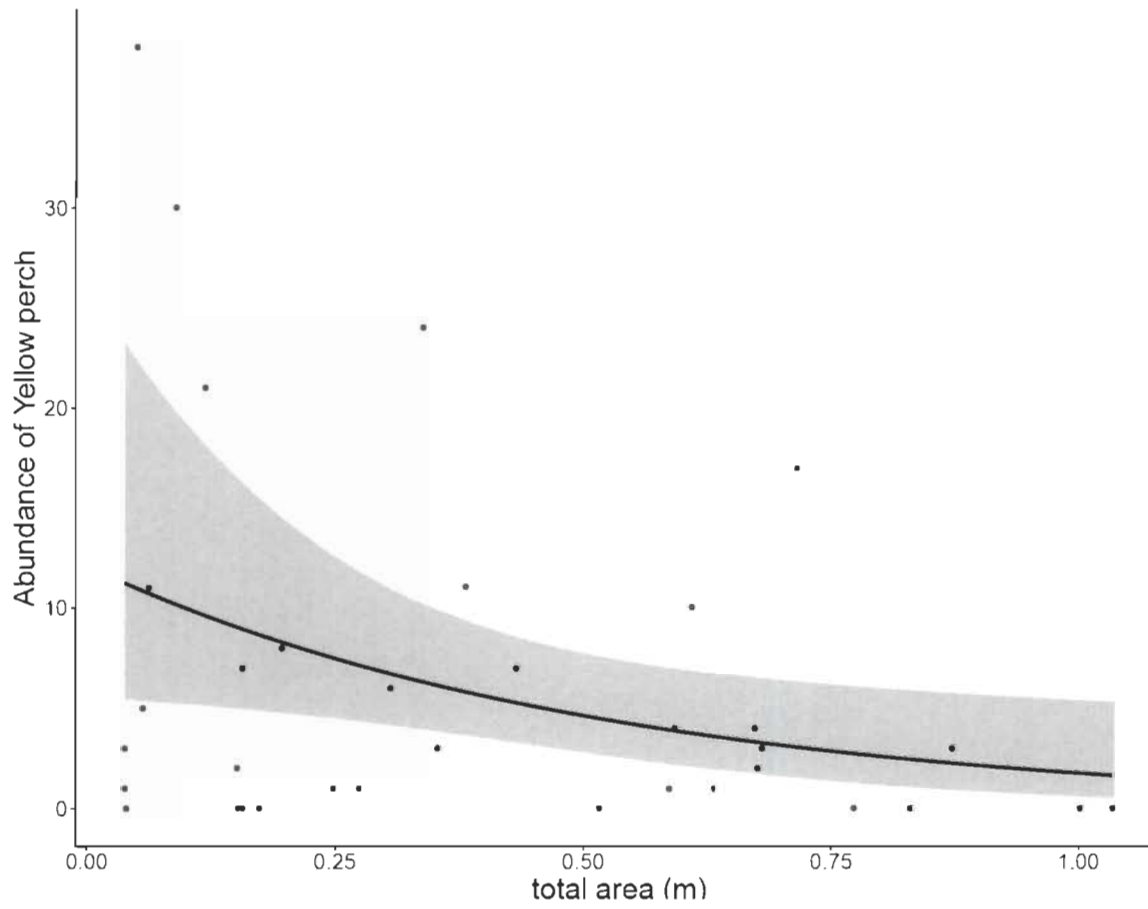


Fig. 3.



**Fig. 4.**

**Appendix 1.** Bands and factors used to perform the classification adapted from Hudson and al. (2016).

Bandes	Traits spectraux		Textures d'Haralick	
	Bandes individuelles	Toutes bandes combinées	Dérivé des GLCM	Dérivé des GLCV
Red	Mean	Brightness	Ang. 2nd movement	Ang. 2nd movement
Green	Mode (median)	Max, de différence	Contrast	Contrast
NIR	Quantile (50%)		Correlate	Entropy
NDVI	Standard de déviation		Dissimilarity	Mean
Grayscale	Ration		Entropy	
NDI Green - Red	Max. pixel value		Homogeny	
			Mean	
			Standard deviation	

## CHAPITRE III

### CONCLUSION

À notre connaissance, cette étude est la première à utiliser des pièges photographiques sous-marins pour observer l'impact de la configuration spatiale de la SAV sur les communautés de poissons. Nos résultats montrent que la perchaude et les cyprinidés semblent utiliser des habitats différents, mais notre hypothèse qu'un rapport bordure-surface plus élevé de VAS favorise les espèces de poissons capables de manœuvrer dans des habitats complexes aux dépens d'espèces de poissons d'eau libre n'a pas été fortement supportée. En effet, les modèles univariés qui testaient l'hypothèse d'un effet de bordure tout en contrôlant pour la quantité d'habitats (modèles 3 et 4, Tables 5-6 – Chapitre II) ne semblent pas être meilleurs que les autres, nos résultats ne supportent donc pas l'hypothèse d'un effet « fragmentation en soi ». L'effet le plus clair montré par nos modèles est relié à la quantité d'habitat plus qu'à un effet bordure. Toutefois, bien que les modèles linéaires ne supportent pas l'hypothèse principale, nos analyses multivariées suggèrent un lien potentiel entre l'abondance de la perchaude et les îlots de VAS avec une grande densité de bordures, ce qui serait conforme à leur capacité à manœuvrer dans des habitats plus complexes. Les relations restent néanmoins peu fortes et ces résultats doivent être considérés avec précaution. Comme nous avons utilisé une approche observationnelle pour tester les hypothèses, nous n'avons pas pu isoler expérimentalement les effets de la configuration et de la superficie de l'habitat des autres caractéristiques de l'habitat qui covarient avec ces variables à l'échelle du paysage et la possibilité que des effets indirects puissent générer la même réponse prédite existe. Certains éléments de cette approche observationnelle suggèrent néanmoins que l'abondance de la perchaude et des cyprinidés varierait avec la configuration du paysage naturel de VAS. Les résultats de l'analyse multivariée et univariée suggèrent en fait que la distribution à la fois de la perchaude et des cyprinidés dans le lac à la Tortue est liée à l'hétérogénéité du paysage de VAS et suggère que les deux taxons sélectionnent des traits de paysage différents. La taille des îlots ainsi que leur distance des autres îlots de

végétation par exemple, ainsi que potentiellement la configuration des bordures entre les habitats, semblent pouvoir affecter les interactions entre les espèces. Comme suggéré par d'autres études, cela pourrait être dû par exemple à une modification des choix d'habitat par les différentes espèces en fonction, entre autres, du risque de mortalité par la prédation (Fagan *et al.*, 1999). La prédation est en fait l'interaction la plus fréquemment citée utilisée pour expliquer les effets de bordure, où un organisme profite aux dépens d'un autre (Ries *et al.*, 2004). Malheureusement, nous n'avons pas pu contrôler pour de facteurs tels le risque de prédation par les gros piscivores (présents dans le site d'étude, mais mal représentés dans les données capturées, une seule observation de maskinongé ayant été faite), ne nous permettant pas de confirmer l'impact de la prédation sur nos hypothèses ainsi que son lien avec l'effet de bordure pour la perchaude et les cyprinidés.

Les résultats de notre étude suggèrent aussi l'importance de prendre en compte l'échelle spatiale. D'autres études ont montré que la configuration du paysage aurait des effets différents sur les communautés dépendamment de l'échelle d'étude. Dorenbosch *et al.* (2010), par exemple, ont constaté que les différences dans la composition des assemblages de poissons, la richesse en espèces, la densité de population et la taille individuelle entre les herbiers marins et les récifs coralliens semblent être liées à la configuration des habitats des herbiers marins et des mangroves par rapport au récif corallien, mais à des niveaux plus petits, cet effet est peut-être confondu par le recrutement local de certaines espèces sur le récif.

À mesure que la fragmentation des herbiers aquatiques et d'autres habitats se poursuit, il devient de plus en plus important d'établir ses conséquences potentielles sur la faune associée aux îlots et les mécanismes sous-jacents à ces effets (Smith *et al.*, 2011). Bien qu'en quelque sorte préliminaire, cette étude montre de nouvelles possibilités d'acquérir des connaissances sur les communautés ichthyennes des lacs peu profonds et de tester des hypothèses basées sur les principes de l'écologie du paysage. Ce type d'approches pourrait fournir aux gestionnaires de lacs de meilleurs outils pour établir d'une façon relativement aisée et peu coûteuse la distribution des poissons dans les lacs et faciliter ainsi la conservation des ressources aquatiques.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blaschke, T., Hay, G.J., Kelly, M., Lang, S., Hofmann, P., Addink, E., Queiroz Feitosa, R., van der Meer, F., van der Werff, H., van Coillie, F., Tiede, D. (2014) Geographic Object-Based Image Analysis – Towards a new paradigm. *International Society for Photogrammetry and Remote Sensing*, 87: 180-191.
- Burke, D.M. (1998) Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *The Auk*, 115: 96-104.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. second edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Boutin, S. (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52: 675-685.
- Dorenbosh, M., Verberk, W., Nagelkerken, I., van der Velde, G. (2007) Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 334: 1003-116.
- Exp. (2013). Portrait diagnostic du lac à la Tortue. Shawinigan. Disponible à l'adresse [http://www.shawinigan.ca/Document/Fichiers PDF/Accueil/Sujets de l'heure/Plan directeur du LAT/portrait\\_diagnostic\\_lac.pdf](http://www.shawinigan.ca/Document/Fichiers%20PDF/Accueil/Sujets%20de%20l%27heure/Plan%20directeur%20du%20LAT/portrait_diagnostic_lac.pdf) [consulté le 18 avril 2016]
- Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of Wildlife Management*, 61: 603-610.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- Fahrig, L. (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40: 1649-1663.
- Fahrig, L. (2017) Ecological responses to habitat fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 48: 1-23.
- Foley, J.A., et al. (2005) Global consequences of land use. *Science*, 309: 570-574.

- Forman, R.T.T. (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 10: 133-142.
- Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M., Laursen, J.S. (2004) Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes: influence of physical setting. *Aquatic Botany*, 78: 147-165.
- Haddad, N.M. *et al.* (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1: 1-9.
- Hadley, A.S., & Betts, M.G. (2016) Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports*, 1: 55-66.
- Husson, E., Ecke, F., Reese, H. (2016) Comparison of manual mapping and automated object-based image analysis of non-submerged aquatic vegetation from very-high-resolution UAS images. *Remote Sensing*. 8: 724. Multidisciplinary Digital Publishing Institute.
- Irlandi, E.A., Orlando, B.A., Ambrose, W.G. (1999) Influence of sea-grass habitat patch size on growth and survival of juvenile bay scallops *Argopecten irradians concentricus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 235: 21-43.
- Jelbert, J., Ross, P., Connolly, R. (2006) Edge effect and patch size in seagrass landscapes: an experimental testing using fish. *Marine ecology*, 319: 93-102.
- Laliberte, A., Laliberte, A., Herrick, J.E., Winters, C., Havstad, K., Steele, C., et Browning, D. 2009. Unmanned aerial vehicle-based remote sensing for rangeland assessment, monitoring, and management. *Journal of Applied Remote Sensing*, 3(1): 33542. International Society for Optics and Photonics.
- Kraus, R.T., & Jones, R.C. (2012) Fish abundances in shoreline habitats and submerged aquatic vegetation in a tidal freshwater embayment of the Potomac River. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184: 3341-3357.
- Macreadie, P.I., Hindell, J.S., Keough, M.J., Jenkins, G.P. and Connolly, R.M. (2010) Ressource distribution influences positive edge effects in a seagrass fish. *Ecology*, 91: 2013-2021.
- Martin, C. (2018) An early synthesis of the habitat amount hypothesis. *Landscape Ecology*. 33: 1831.
- Massicotte, P., Bertolo, A., Brodeur, P., Hudon, C., Mingelbier, M., et Magnan, P. (2015). Influence of the aquatic vegetation landscape on larval fish abundance. *Journal of Great Lakes Research*. 41(3): 873-880.



- McGarigal, K., Cushman, S. (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Application*, 12: 335-345.
- McGarigal, K., S.A. Cushman and E. Ene (2012) FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site:  
<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Morin, P.J. (1999) Community ecology. Blackwell Science, Malden, MA.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 58-62.
- O'Connell, A., Nichols J.D., and Karanth, K.U. (2011) *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer, New-York.
- Olson, M.H. *et al.* (1998) Managing macrophytes to improve fish growth: a multi-lake. *Experiment. Fisheries*, 23: 6-12. Pinnel, N. (2007). A method for mapping submerged macrophytes in lakes using hyperspectral remote sensing. Disponible à l'adresse <http://mediatum.ub.tum.de/node?id=604557> [consulté le 18 avril 2016].
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 491-522.
- Ries, L., and T.D. Sisk. (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85: 2917-2926.
- Rosenzweig, M. (1995) Species diversity in space and time. *Cambridge: Cambridge University Press*. doi: 10.1017/CBO9780511623387
- Scheffer, M. (2004) Ecology of Shallow Lakes. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Summerville, K.S., Crist, T.O. (2001) Effects of timber harvest on forest Lepidoptera: community, guild, and species responses. *Ecological Applications*, 12: 820-835.
- Tilman, D. (1982). Ressource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press.
- Turner, M.G. (1989) The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 171-197.

- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'neil, R.V. (2001) Landscape Ecology in Theory and Practice. New-York: Springer-Verlag.
- Wang, X., Blanchet, F.G., Koper, N. (2014). Measuring habitat fragmentation: An evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 634-646.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., & Gobson, A.P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology*, 6: 237-256.
- Zabel, C.J., Mckelvey, K., Ward, J.P. (1995) Influence of primary prey on home-range size and habitat-use patterns of northern spotted owls (*Strix occidentalis caarina*). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 433-439.